Aus dem Anatomischen Institut der Freien Universität Berlin
Direktor: Professor Dr. med. Ernst von Herrath
Vitalmikroskopische Abteilung, Professor Dr. med. R. Willnow

Eine Bauplananalyse der Waranlunge

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der medizinischen Doktorwürde
an der
Medizinischen Fakultät der Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Uta Kirschfeld
aus Brieselang

1970

1. Referent: Professor Dr. R. Willnow

2. Referent: Professor Dr. K. Günther

Tag der mündlichen Prüfung: 1. 10. 1970

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

D 188

Veröffentlicht 1970 in: Zoologische Beiträge, Neue Folge, Band 16, Heft 2 - 3

Verlag: Duncker & Humblot, Berlin 41

(Aus dem Anatomischen Institut der Freien Universität Berlin
Direktor: Professor Dr. med. Ernst von Herrath
Vitalmikroskopische Abteilung, Professor Dr. med. R. Willnow)

Eine Bauplananalyse der Waranlunge

Von Uta Kirschfeld

(Mit 38 Abbildungen)

Eingegangen am 8. Juli 1970

I. Einleitung

Die erste Beschreibung der Waranlungen stammt von Milani (1894). Er stellt sie in die Gruppe der höchstkomplizierten Reptilienlungen. Diese Vorstellungen ergänzte Wolf (1933) durch Beobachtungen und Befunde und kombinierte sie mit einer eigenen Theorie der Typisierung der Reptilien- und Vogellungen. Danach steht die Lunge der Warane an zweithöchster Stelle einer vergleichend anatomisch funktionsmorphologischen Reihe der Lungenbelüftung. Markus (1937) referierte in seinem Handbuchbeitrag nur frühere Untersuchungen, ohne eigenen Beitrag.

Orientierende Angaben über die Komplizierung atypisch erscheinender Reptilienlungen machte R. Willnow (1965) im Rahmen einer „Theorie der stammesgeschichtlichen Lungenkomplizierung". Daraus entstand die Anregung, die Beziehungen zwischen dem Konstruktionsplan der Waranlunge einerseits und dem Strombahnmuster und der Strombahnentfaltung morphologisch deskriptiv, typologisch und vergleichend anatomisch näher zu untersuchen.

Warane sind Reptilien und gehören zu der Ordnung der Squamata und der Unterordnung Lacertilia. C. v. Linné stellte sie in die Familie der Tejuechsen. Erst Merrem (1827) erkannte in ihnen eine eigene Gattung. Heute kennen wir 9 Untergattungen, die sich in 30 Arten und 38 Unterarten gliedern lassen (Mertens, 1942). Sie werden verschiedener gemeinsamer Merkmale wegen (Zunge, Schädelbau, Schwanz) systematisch den Schlangen nahe gestellt (Schmidt Inger, 1957). Warane leben sowohl rein terrestrisch als auch aquatisch, jedoch ist keine Art auf einen festen Biotop spezialisiert. Sie passen sich verschiedenen Lebensbedingungen gut an und sind daher leicht zu halten. Sie gelten als besonders intelligente Reptilien.

II. Material und Methoden

Die untersuchten Tiere gehören den Arten *Varanus bengalensis, Varanus exanthematicus, Varanus flavescens, Varanus griseus, Varanus niloticus, Varanus salvator, Varanus storri* an. Die einzelnen Arten schwanken zwischen einer Höchstlänge von 0,3 und 3 m. Sie waren im Durchschnitt halb so lang wie vollausgewachsene Tiere.

Aus der Sammlung der Vitalmikroskopischen Abteilung wurden für vergleichend anatomische Betrachtungen die Lungen folgender Tierarten mit herangezogen, ebenso wie Beobachtungen bei vitalmikroskopischen Präparationen an anderen Tierarten: *Agama stellio, Boa constrictor, Chamaeleo chamaeleon, Caiman crocodilus, Eumeces schneideri, Heloderma suspectum, Testudo hermanni.*

Narkose: Die Tiere wurden mit 20 mgr Evipan je 100 gr Tiergewicht s. c. oder i. m. narkotisiert und bekamen zugleich 0,5 ml Curarin je 100 gr Körpergewicht i. m. appliziert. Die Lungen wurden nach Intubation der Tiere alle 15 min einmal mit reinem Sauerstoff ausgewaschen.

Operation: Die Haut wird in der Mittellinie vom Zungenbein bis zum Beckenring durchtrennt, danach das Sternum gespalten und die Leibeshöhle eröffnet. Die Pleuroperitonealhöhle ist im Bereich beider Lungen im Thorax obliteriert, im Bereich des Bauches nur dorsal und lateral. Die obliterierten Abschnitte werden teils stumpf teils scharf von der Rumpfwand gelöst. Besonders der Apex und der Axillarlappen müssen vorsichtig stumpf herauspräpariert werden. Die Präparationen werden je nach Größe und Schwierigkeit makroskopisch oder mikroskopisch durchgeführt. Besonders die Hili mußten meist unter dem Operationsmikroskop scharf dargestellt und das Perikard breit eröffnet werden, damit die Abgänge bzw. Einmündungen der Herzgefäße klar erkennbar sind.

Perfusion: Jetzt werden 0,5 ml physiologischer Kochsalzlösung mit Heparin in einem Verhältnis 1/100 intrakardial injiziert. Die Lunge ist nach wenigen Herzschlägen ausreichend heparinisiert. Nun werden zuerst die Arteria, dann die Vena pulmonalis unterbunden, 1 - 2 mm in Längsrichtung eröffnet und in die Gefäße mit Perfusionslösung gefüllte PVC-Schläuche eingebunden. Dann werden die Lungen zuerst von der venösen, später auch von der arteriellen Seite mit Kaltblüterringer-Heparinlösung blutleer gespült. Je nach Beschaffenheit der Lungengefäße und der Hili werden beide Lungen getrennt oder gemeinsam durchgespült und injiziert.

Gefäßinjektion mit Latex: Das Lungenpräparat wird abschließend mit dem Herzen vom Kehlkopf aus exentriert und in Kaltblüterringerlösung gelegt. Die Arterien werden mit rotem, die Venen mit blauem Latex unter wechselndem Blähungszustand der Lunge injiziert. Der gewünschte Füllungsgrad kann durch zarte Massage gesteuert werden. Die Strombahn großer Lungenpaare faßt bis 10 ml Injektionsmaterial. Zum Schluß werden von der maximal geblähten Lunge überflüssige Weichteile entfernt. Die Organe werden zur Konservierung im Warmluftstrom durch wasserfreies Gas (Druckluft oder Sauerstoff) getrocknet.

Latexdreifachinjektion: Die Brustwand wird durch einen ca. 2 cm langen Medianschnitt in Höhe der Herzbasis ($^2/_5$ der Länge Schnauzenspitze – After) durchtrennt und die Lungenhili unter dem Operationsmikro-

skop dargestellt. Die Lungen werden in situ getrennt durchspült und die Gefäße mit farbigem Latex ebenfalls in situ injiziert. Danach werden die Lungen weitgehend luftleer gesaugt und die Lufträume tracheal mit weißem Latex bis zu einem mittleren Blähungszustand aufgefüllt. Nach zweitägiger Fixierung des Tieres in Bauchlage mit 20%iger Essigsäure ist das Latex ausreichend polymerisiert. Ein Gipsabdruck kann vom feuchten Objekt abgenommen werden, nachdem die gefüllten Lungen stumpf auspräpariert worden und mit einem Scanfilm überzogen worden sind. Derartige Präparate sind in einer feuchten Kammer lange haltbar.

Technovit-Resaritinjektion: Kunstharzauszüge sollen die Schenkel der Strombahn isoliert darstellen. Die Lungen werden ebenso wie für die Latexinjektion präpariert und perfundiert. Technovit wird hier bei maximaler Blähung der Lungen injiziert. Das Material muß luftblasenfrei sein. — Die präparative Vorbereitung zur Resaritinjektion ist gleich. Das luftgetrocknete Präparat wird bei + 50° C in konzentrierter KOH mazeriert und der Gefäßbaumausguß in fließendem Wasser von Weichteilresten gesäubert und anschließend getrocknet. Technovitinjektionen geben Überblicke, während Resarit auch kleinste Feinheiten herausarbeitet.

III. Befunde

Die Lunge des Gelbwarans (*Varanus flavescens*) wurde ausgewählt, um makroskopische Merkmale der äußeren Form zu beschreiben, die Leitmerkmale für alle Lungen der Gattung *Varanus* sind (Abb. 1 - 4). Die Lunge von *Varanus flavescens* ist kein Urtyp. Sie ist ausgewählt worden, weil sie die Breite des Spektrums der Merkmale besitzt. Die Waranlungen zeigen artspezifische Unterschiede. Die äußere Form variiert mehr oder weniger stark, das Konstruktionsprinzip der Lunge jedoch bleibt unbeeinflußt. Die Leitkriterien der Gattung sind nur von Art zu Art wechselnd stark ausgeprägt (Tabelle S. 405).

Charakteristisch für die Lungen aller Warane sind der Lungensitus und seine Topographie: Herzlage, Lage und Verlauf der Hauptgefäße des großen und kleinen Kreislaufes, die Länge der Trachea, extrapulmonale Lage und Verlauf der Hauptbronchien, Lage und Form der rechten Lunge verglichen mit der linken, Lage des Hilus der Bronchien und der Gefäßhili, Abgang eines cranialen Bronchus, das von der Lungenkonstruktion abhängige Luftraumsystem und seine Gefäßversorgung, die Lage der Lungengefäße zum Cavum pulmonis, Parenchymverteilung und Parenchymdichteabfall u. a.

Die Trachea besteht aus einer ventralen Pars cartilaginea und einer dorsalen Pars membranacea. Sie ist etwa halb so lang wie die Lunge und teilt sich in Höhe der oberen Extremität in zwei gleichstarke Brochien. Knorpelringe wechseln mit Membranen ab. Der rechte Bronchus steht steiler als der linke. Beide treten gleich hoch kranial vom Gefäßhilus in einen „Bronchialhilus" ein. Eine morphologisch anato-

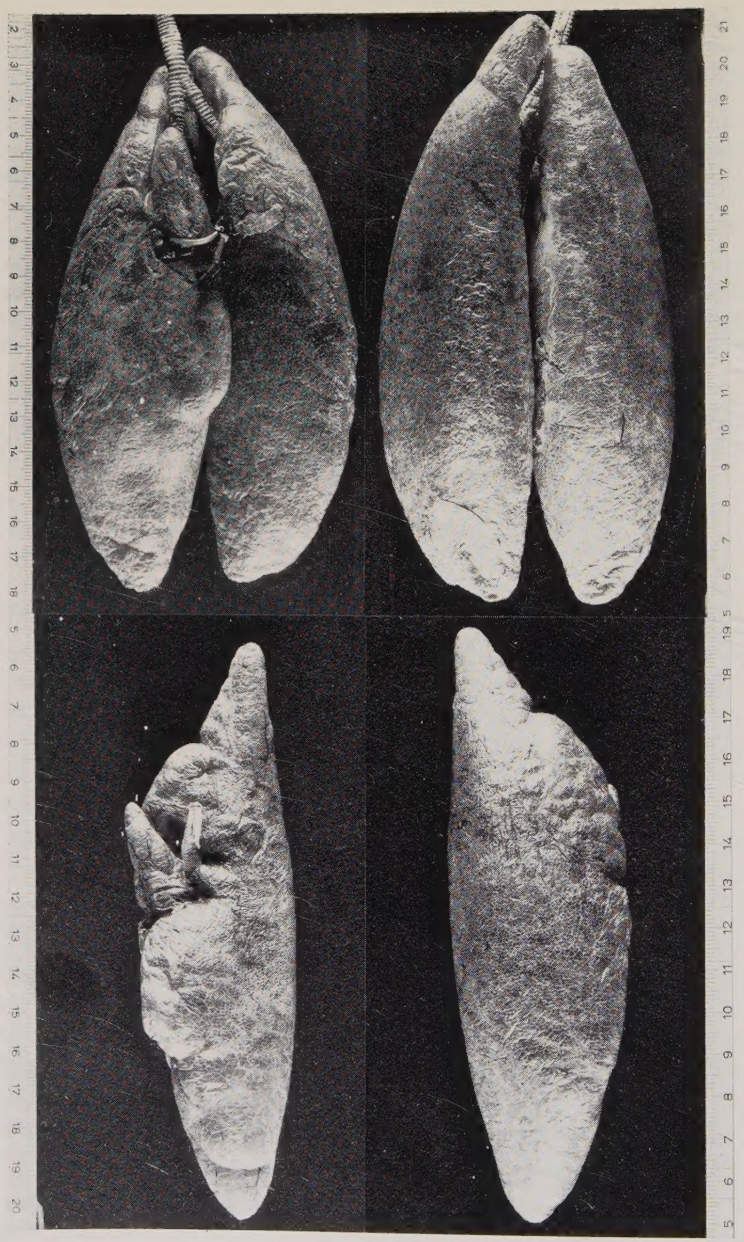


Abb. 1 - 4. Lungenpaar von *Varanus flavescens*, latexinjiziert, maximal geblähtes Trockenpräparat. Der kraniale Pol zeigt in allen Abbildungen nach oben.

Abb. 1: Ventralansicht
Abb. 2: Dorsalansicht
Abb. 3: Medialansicht (der re. Lunge)
Abb. 4: Lateralansicht (der re. Lunge)

Varanus	Rumpflänge/Lungenlänge	Lungenform	Stockwerke	Parenchymdichte	Parenchymdichteabfall	Komplizierungshöhe
storri	$< 1/2$	schlank, ungelappt	6 - 9	++	+	4 - 5
griseus	$> 1/2$	sehr schlank, ungelappt	6 - 9	+	++	4 - 5
flavescens	ca. $1/2$	gedrungen, wenige gelappt	5 - 6	+++	+	5 - 6
niloticus	$< 1/2$	nur im Hilusbereich stark gelappt, sonst angedeutet; abgerundeter unterer Pol	5 - 6	+++	+	5 - 6
exanthematicus	ca. $1/2$	gedrungen, grobblasig gelappt	5 - 6	+	++	5 - 6
salvator	$> 1/2$	gedrungen, stark gelappt, zarte, luftsackähnliche Schläuche, spitzer unterer Pol	6 - 9	++	++	5 - 6
bengalensis	$< 1/2$	schlank, stark gelappt	9 - 12	+++	++	5 - 6

mische Grenze zwischen extra- und intrapulmonalem Bronchus gibt es nicht, nur einen Übergangsraum.

Bei einer Gegenüberstellung beider Lungen erscheint die rechte Lunge breit und plump. Ihr Querschnitt ist viereckig (Abb. 5 und 6). Die linke dagegen ist birnenförmig im Querschnitt, lang und schmal (Abb. 5 und 6). Beide laufen nach ventral und dorsal spitz aus. Die rechte Lunge ist meistens ein wenig kürzer und liegt etwas nach kaudal versetzt, so daß die rechte Lungenspitze die linke überragt. Sie reicht aber nicht so weit nach kaudal. An jeder Lunge lassen sich drei scharfe Kanten erkennen, die die drei Hauptlungenflächen voneinander trennen.

Wir unterscheiden an der rechten Lunge (Abb. 5) eine Facies medialis von einer Facies ventralis und einer Facies dorsolateralis. Die Facies medialis ist konvex. Sie liegt der linken Lunge eng an und geht an dem Margo ventromedialis in die Facies ventralis über. Diese zeichnet sich durch zwei Impressionen aus (Abb. 6). Die kraniale wird von dem Herzen hervorgerufen, Impressio cordis, die kaudal direkt anschließende, von der Leber, Impressio hepatis. In diesem Bereich sind Leber und Lunge adhärent. Die Formen des kaudalen Pols werden durch die enge topographische Beziehung der retroperitoneal liegenden Lunge zum Intestinaltrakt geprägt, der ebenfalls seine Impressionen hinterläßt. Die Facies ventralis ist im Gegensatz zu den beiden anderen konkav. Der rechte Bronchus wird ventral oft durch einen kleinen Lungenzipfel, der Hiluskammer, verdeckt. Bronchus und Hiluskammer sind miteinander verwachsen. In Höhe des Hilus verstreicht dieser kleine Lungenzipfel an dem Margo ventromedialis auf der Facies ventralis.

Der Margo medialis ist ein „Margo serratus". Er kommt dadurch zustande, daß sich durch die zentrifugale Entwicklung der Kammern 1. Ordnung deren Fundi blasig verwölben. Sie wechseln mit den Fissuren der Faltseptenzugbasen ab. Die Lungenkante verläuft geschwungen vom Apex kaudalwärts und besitzt zwei Konkavitäten nach lateral in Höhe der Impressiones cordis et hepatis. Der Margo ventrolateralis bildet den Übergang der Facies ventralis zur Facies dorsolateralis. Diese Seitenwand der Lunge liegt den Rippen eng an, so daß hier Impressiones costarum entstehen. Die Facies dorsolateralis findet ihre scharfe Begrenzung in dem Margo dorsalis, der hinteren Lungenkante.

Der Margo dorsalis der linken Lunge liegt in situ dem Margo dorsalis der rechten eng an, wird aber von der nach links ausladenden Facies medialis der rechten Lunge (Abb. 5) von ventral her verdeckt. Demzufolge ist die linke Facies medialis konkav und paßt sich der konvexen rechten an, soweit keine Versorgungsstraßen oder andere Weichteile dazwischenliegen. Ungefähr in Höhe der Hili wird sie nach kaudal

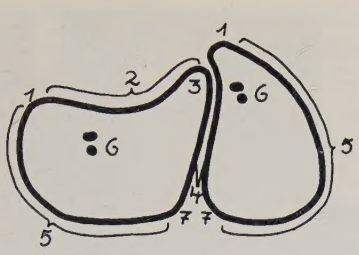


Abb. 5. Schematische Querschnittsfigur beider Lungen von Abbildung 6, ungefähr 2 cm kaudal vom Gefäßhilus (→ ←).

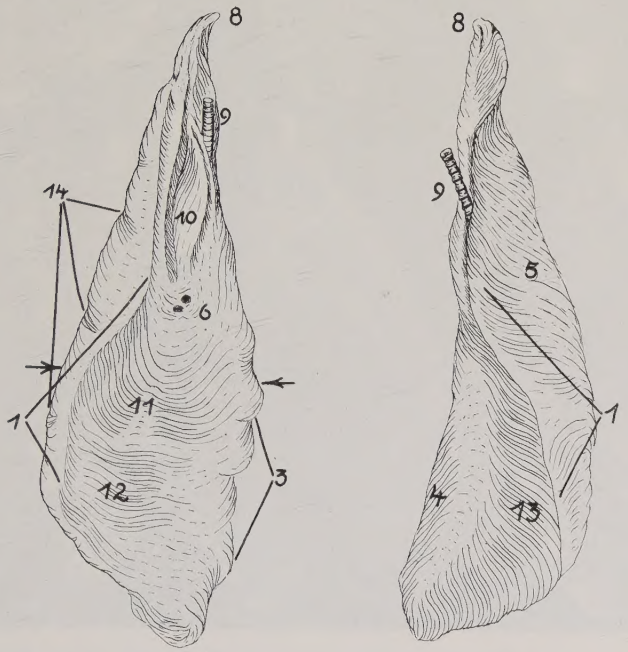


Abb. 6. Skizze eines Lungenpaares *(Varanus flavescens)* von ventral nach einem Latexausgußpräparat.

Zu Abb. 5 und 6:

1	Margo ventrolateralis	8	Apex (Polus cranialis)
2	Facies ventralis	9	Bronchus
3	Margo ventromedialis	10	Hiluskammer
4	Facies medialis	11	Impressio cordis
5	Facies dorsolateralis	12	Impressio hepatis
6	Arteria und Vena pulmonalis	13	Impressio ventriculi
7	Margo dorsalis	14	Impressio costarum

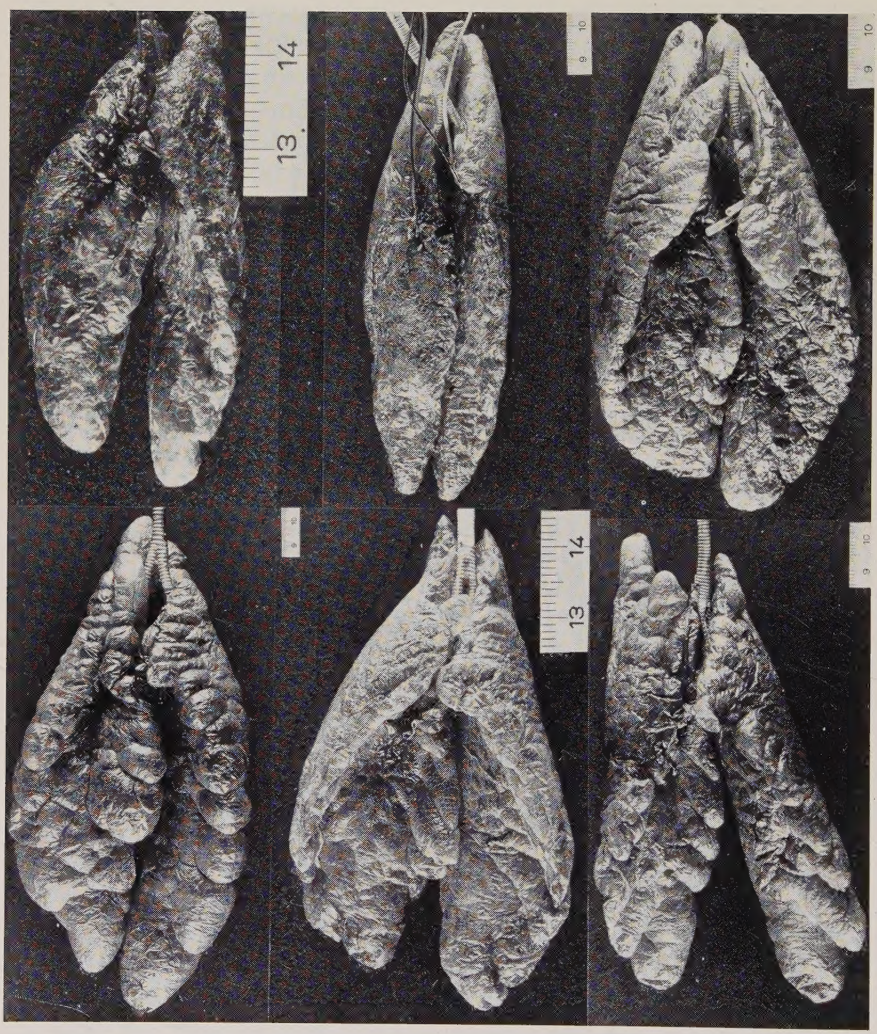


Abb. 7 - 12. Vergleichend anatomische Reihe, Ventralansicht.

Abb. 7. *Varanus storri*
Abb. 8. *Varanus griseus*
Abb. 9. *Varanus niloticus*
Abb. 10. *Varanus exanthematicus*
Abb. 11. *Varanus salvator*
Abb. 12. *Varanus bengalensis*

schmaler und macht der ebenfalls konkaven Facies ventralis Platz. Diese wird fast vollkommen von der Impressio ventriculi eingenommen. Die rechte Lunge überlappt die linke soweit, daß der rechte Margo ventromedialis die direkte Begrenzung der Impressio ventriculi der linken Lunge bildet (Abb. 1, 5, 6, 8, 9, 10 und 11). Die Vertralfläche liegt nicht

plan in einer Frontalebene, sondern ist so stark sagittalwärts verwrungen, daß man auch von einer Facies ventromedialis reden könnte. Die Facies lateralis ist in Höhe des Hilus von der Verwringung derart mitbetroffen, daß sie über die Facies ventralis überhängt (Abb. 6, 9, 10 und 11) und sie nach ventral verdeckt. So kommt es, daß der linke Gefäßhilus zunächst frontal orientiert ist und sich erst später nach sagittal ausrichtet. Der Margo ventrolateralis verläuft ebenfalls geschwungen vom Apex bis zum kaudalen Pol. Er trägt im Hilusbereich eine Impression, die von der Aorta hervorgerufen wird (Abb. 6). Die Facies lateralis zeigt Impressiones costarum, die Facies dorsalis, in die sie übergeht, ist kommaförmig konfiguriert und trägt ähnliche Rippenabdrücke.

In den Abb. 7 - 12 sind zum Vergleich sechs Lungenpaare verschiedener Spezies in der Ventralansicht nebeneinandergestellt. Alle Lungen sind photographisch auf gleiche Länge gebracht.

Die glatte, ungelappte Oberfläche der Lunge des Zwergwarans (*Varanus storri,* Abb. 7) ist bei diesem Präparat durch die schwierige Präparation und die Vergrößerung (siehe Maßstabteilung in mm) nicht deutlich. *Varanus storri* besitzt eine ungelappte Lunge, deren Oberfläche keine Faltsepten (Anm. 1) erkennen läßt (die an dieser Lunge scheinbare Lappung ist ein Artefakt durch Schrumpfung der bereits vorhandenen Faltseptenbasen beim Trocknen). Die Formen beider Lungen zeichnen sie als typische Waranlungen aus: Möglicherweise stehen sie einem Urtyp nahe.

Die besonders schlanken Lungen des Wüstenwarans (*Varanus griseus*) entsprechen seinem gestreckten Habitus (Abb. 8). Von der Unterteilung des Lungeninneren in Stockwerke von Lufträumen ist von der Außenseite her weniger zu erkennen als bei *Varanus flavescens* in Abb. 1. Die unterschiedliche Lage der Hili der Stammbronchien von den Gefäßhili ist auf dem Bild erkennbar (mit dunklem Latex gefüllte PVC-Schläuche liegen in der Vena pulmonalis, mit hellem in der Arteria pulmonalis). Ein Teil der linken Lunge ist von der rechten überlappt.

Bei den Lungen des Nilwarans (*Varanus niloticus*) erkennt man zum ersten Mal an den Fissuren der Faltseptenzugbasen die innere Gliederung der Lunge durch die sich vorwölbenden großen Kammerfundi, besonders deutlich erkennbar an dem Margo ventrolateralis *sinister* (Abb. 9). Bemerkenswert ist die starke zipflige Ausziehung der lateralen Kammergruppe im Hilusbereich. Sie ist so ausgeprägt nur bei wenigen Spezies. Ein Zentimeter beider Apices hat sich bei der Blähung nicht entfaltet.

Die Lungen des Steppenwarans (*Varanus exanthematicus*) erinnern als Trockenpräparate durch die bullöse Verbreiterung aller Mar-

gines an ein Emphysem (Abb. 10). Die Lunge erinnert in situ, unter mittlerem Blähungszustand, durch ihren häutigen Charakter sehr an *Varanus griseus,* in ihrer Form durch die wenig hervortretende Lappung an *Varanus flavescens.* Die Bullae traten mit zunehmender Präparation immer stärker hervor.

Die grazile Bauweise der Lungen des Bindenwarans (*Varanus salvator*) ist von der Ventralansicht sehr eindrucksvoll (Abb. 11). Gegen 60 Kammerfundi 2. und 3. Ordnung bestimmen das Oberflächenrelief beider Facies ventrales und der anliegenden Margines durch die von Faltseptenzugbasen verursachten Fissuren. Bei so tief wie möglich durchpräparierten Faltsepten bietet sich ein den Lungen des Chamäleons ähnlicher Anblick (siehe auch Abb. 26 unten), denn die Kammerfundi ähneln den isolierten Luftschläuchen von Chamäleonlungen.

Die Lungen des Bengalenwarans (*Varanus bengalensis*) fallen durch ihre starke Lappung auf (Abb. 12). Ein Lungenzipfel reicht tief

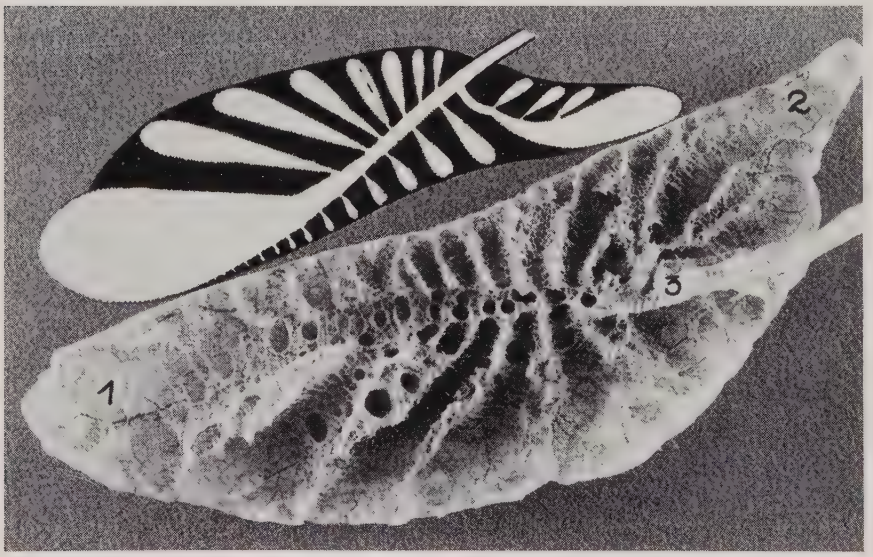


Abb. 13. Latexinjizierte linke Lunge (*Varanus flavescens*), längs aufgeschnitten. Zum Vergleich die Abbildung von Milani (1894). Peripher werden die Lufträume zu großen Luftsäcken, besonders die Endkammern des Cavum pulmonis. Im Bereich des Cavum pulmonis caudale stimmt die Milanische Abbildung mit dem Präparat überein. Die Grenze zwischen Cavum pulminis caudale (1) und craniale (2) liegt direkt hinter dem Abgang des kranialen Bronchus (3). Die Drei Hauptluftkammern des Cavum pulmonis craniale münden am Ende des kranialen Bronchus in gleicher Höhe in ihn ein. Der Befund steht im Gegensatz zu Milanis Vorstellung. Milani sah grundsätzlich kaudales und kraniales Cavum pulmonis gleich gegliedert an. Das Präparat zeigt jedoch, daß das Cavum pulmonis craniale nicht mehr als eine große Kammer 1. Ordnung ist (siehe Abb. 18).

in die Axilla hinein. Mehrere Faltsepten sind bei einer Lungenlänge von 100 mm bis zu 20 mm tief aufpräparierbar, so daß danach das Präparat stark von der Form in situ abweicht. Die Lungen sind parenchymdichter als Lungen vergleichbarer Größe von *Varanus griseus* und *Varanus exanthematicus.*

Der zentrale Luftraum der Warane (Abb. 13) beginnt am Bronchialhilus nach dem Eintritt des extrapulmonalen Bronchus als intrapulmonaler Bronchus. Er behält noch 10 - 15 geschlossene Knorpelringe. Gleich nach seinem Eintritt in die Lunge gibt der Hauptbronchus einen kranialen Nebenbronchus ab. Der nach kaudal verlaufende Hauptbronchus bildet die direkte Fortsetzung des extrapulmonalen Bronchus und geht im weiteren Verlauf über einen Halbbronchus kontinuierlich in das knorpelfreie Cavum pulmonis über. Der kraniale Nebenbronchus wendet sich in einem engen Bogen nach kranial und geht abrupt kurz darauf in das kraniale Cavum pulmonis über.

Der kaudale Brochus verläuft von ventromedial nach dorsolateral. Anfangs sind seine Knorpelringe geschlossen. Dann öffnen sie sich nach dorsal zu Spangen, die mit immer zunehmender Entfernung vom Hilus unregelmäßig und immer kleiner und seltener werden. Schließlich gibt es nur noch vereinzelte Knorpelplaques. Der fließende Übergang des englumigen Bronchus in ein weites Cavum pulmonis beginnt mit dem Öffnen der Knorpelspangen. Dabei nähert sich das Cavum pulmonis mit zunehmender lichten Weite immer mehr dem Margo dorsalis. Das Parenchym reduziert sich dabei schließlich auf fast reine Septenäquivalente (Anm. 2 S. 438), bis das Cavum nur noch eine häutige dorsale Endkammer darstellt.

Zahlreiche Lufträume aller Ordnungen umgeben Haupt-, Nebenbronchus und Cavum pulmonis. Die Eingänge vom Bronchus bzw. Neben- oder Halbbronchus in die Lufträume sollen als Orificia bezeichnet werden. Die Lufträume sind in hilokaudaler, bzw. hilokranialer Richtung zu Stockwerken geordnet. Sie sind innerhalb der Stockwerke verschiedenartig gruppiert, anders geformt und unterschiedlich groß.

Die bronchialen Orifizien der Lufträume sind in drei Reihen angeordnet, die zueinander versetzt in der Bronchuswand liegen. Wir unterscheiden in Längsrichtung geordnet eine ventrolaterale von einer ventromedialen und einer dorsalen Reihe. Diese Ordnung ist im Bereich der ersten drei Stockwerke klar und eindeutig. Sie wird im Übergangsfeld zum knorpelfreien Cavum pulmonis undeutlicher (Abb. 14). Im Cavum pulmonis hat sich die dorsale Reihe der Orifizien in mehrere Reihen aufgelöst, die jetzt wabenförmig aneinanderschließen. Auch die ventromediale und laterale Reihe werden unregelmäßiger. Den Reihen der Orifizien gehören Reihen von Luftkammern 1. Ordnung an.

Abb. 14. Längsschnitt durch den zentralen Luftraum zwischen intrapulmonalem Bronchus und Cavum pulmonis caudale *(Varanus flavescens)*. Man sieht auf die dorsale Reihe der Orifizien und die längsgetroffenen ventralen Lufträume. Ihre Wände sind mit Kammern höchster Ordnung austapeziert (siehe auch Abb. 22). Die am weitesten links liegende Öffnung ist der Abgang des kranialen Bronchus (1). Nach rechts werden die Orifizien zunächst größer und lösen sich dann in mehrere kleinere, wabenförmig aneinander grenzende Orifizien auf. Das Lumen des Bronchus nimmt zu, verarmt an Knorpel und geht ohne scharfe Grenze ins Cavum pulmonis caudale über (Mitte der Abb.)

Die Orifizien und homologe Öffnungen des Cavum pulmonis führen in Lufträume. Wir nennen sie Luftkammern 1. Ordnung, die sich im Kammern 2. Ordnung gliedern, diese in Kammern 3. Ordnung usw. Die Fundi der meisten Kammern bis zur 4. Ordnung liegen der Pleura an. Die Fundi noch höherer Ordnungen liegen sowohl unter der Pleura an der Lungenoberfläche, als auch auf den Wänden der Lufträume. Ihre Wände werden vorwiegend von inkompletten Septen (Anm. 3 S. 439) oder Septenäquivalenten gebildet.

Eine Luftkammer 1. Ordnung entspricht dem Versorgungsgebiet eines arteriellen Astes 1. Ordnung, eine Luftkammer 2. Ordnung dem eines arteriellen Astes 2. Ordnung usw. Diese Definition gilt für alle Ordnungen, auch wenn sie durch den dreidimensionalen Lungenbauplan in den höheren Ordnungen nicht mehr so streng eingehalten wird.

Eine Lunge des Gelbwarans besitzt 18 Luftkammern 1. Ordnung, entsprechend ihren Ästen 1. Ordnung. Das Cavum pulmonis craniale

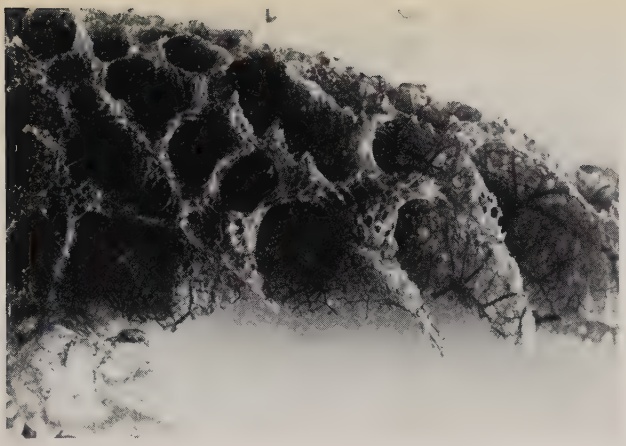
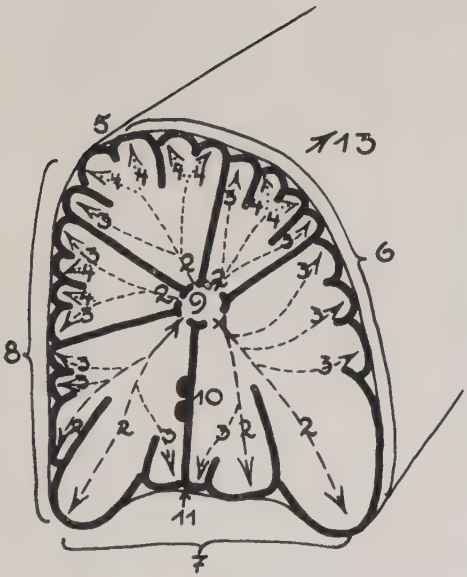


Abb. 15. Einblick in die Kammern 2. Ordnung am unteren Lungenrand, in die Kammern 3. Ordnung von der Seite her. Die Pleura ist entfernt.



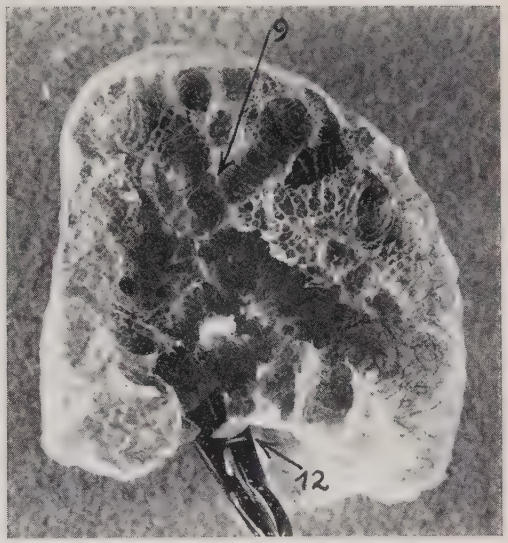


Abb. 16. Querschnittsschema des 3. Stockwerkes

Abb. 17. Querschnitt durch das 2. Stockwerk (rechte Lunge von *Varanus bengalensis*). Durchschnittlich trifft man zwei Kammern 1. Ordnung in einer Ebene, da die ventralen Kammern stets gegeneinander versetzt stehen. Auf der Photographie sind die ventrolaterale und die mittlere dorsale Kammer in ihrer Länge getroffen. Die anderen sind nur angeschnitten.

1 - 4 Ordnungszahl der Kammern
5 Margo dorsalis
6 Facies dorsolateralis
7 Facies ventralis
8 Facies mediales
9 Bronchus
10 Arteria u. Vena pulmonalis
11 ventraler longitudinaler Septenzug
12 Gefäßhilus
13 kaudal

nimmt eine Sonderstellung ein (siehe S. 428). Die 18 Klammern verteilen sich zu je sechs Kammern auf drei Reihen: eine ventrolaterale, eine ventromediale und eine dorsale Reihe. Sie stehen in kraniokaudaler Richtung zueinander versetzt.

Zu jeder ventralen Kammer 1. Ordnung beider Reihen gehört ein bronchiales Orifizium. Die Lufträume sind nach kaudal so stark geneigt, daß sie sich dachziegelartig überdecken. Sie teilen sich mehr oder weniger schnell in zwei meist gleichstarke Kammern 2. Ordnung, von denen wiederum nach einem immer wiederkehrenden Schema Kammern 3. Ordnung abgehen (Abb. 15, 16 und 17).

Die dorsalen Kammern 1. Ordnung unterteilen sich in drei Kammern 2. Ordnung, die Fundi liegen an der Facies medialis, dem Margo dorsalis und im Übergangsfeld der Facies dorsalis zur Facies lateralis. Vom dritten Stockwerk ab löst sich das dazugehörige Orifizium in eigene Orifizien der Kammern 2. Ordnung auf (siehe auch Abb. 13). Jede dieser Kammern 2. Ordnung teilt sich in der Regel in drei, oft auch nur in zwei gleichstarke Kammern 3. Ordnung, die sich wiederum im häufigsten Fall in Kammern 4. Ordnung unterteilen. Meistens trennt eine von peripher kommende Trennwand die Kammern in zwei gleichstarke Abteilungen.

Betrachten wir eine dekortierte Lunge nicht allzuweit kaudal und drehen diese im Uhrzeigersinn, so ergibt sich folgendes Oberflächenmosaik (Abb. 16): Wir beginnen am ventralen longitudinalen Mischseptenzug. — Eine Kammerreihe 3. Ordnung, zwei Reihen 2. Ordnung, drei Reihen 3. Ordnung, drei Reihen 4. Ordnung, eine Reihe 3. Ordnung, eine Reihe 4. Ordnung — Margo dorsalis — drei Reihen 4. Ordnung, eine Reihe 3. Ordnung, zwei Reihen 4. Ordnung, vier Reihen 3. Ordnung, zwei Reihen 2. Ordnung, eine Reihe 3. Ordnung.

Im Bereich der dorsalen Luftkammern variiert die Reihenfolge der Kammern 3. und 4. Ordnung von Lunge zu Lunge. Das vorhandene Material erlaubte nicht, ein Schema zu abstrahieren. Je weiter kaudal das Stockwerk liegt, um so weniger läßt sich die dorsale Reihe der Kammern 1. Ordnung in eine bestimmte Anzahl von Stockwerken unterteilen. Nicht an der Pleura endende Kammerfundi, wie sie Milani in seinem Querschnitt als die Regel angibt (Abb. 37), fanden sich nur gelegentlich. Sie kommen gehäuft, aber nicht regelmäßig in den kranialen Stockwerken vor, in denen durch die noch exzentrische Lage der Pulmonalgefäße zum Cavum pulmonis ein toter Winkel im Ventilationssystem entsteht. Dieser kann durch intrapulmonal endende Kammern überbrückt werden. Manchmal erreicht auch eine dorsale Kammer des 1. Stockwerkes die Pleura nicht.

Der kraniale Bronchus verliert kurz nach seinem Abgang aus dem Stammbronchus schlagartig seine Knorpelspangen. Ihm fehlt

der allmähliche Übergang, der so charakteristisch für den kaudalen Bronchus ist. Die Grenze zwischen Bronchus und Cavum pulmonis craniale ist deshalb scharf und durch eine sackartige Erweiterung markiert. Das Cavum pulmonis craniale endet in der dorsalen kranialen Endkammer, dem Gegestück der kaudalen dorsalen Endkammer. Sie bildet in ihrer gesamten Ausdehnung den Apex pulmonalis. Die Orifizien zu den jeweiligen Kammern höherer Ordnung sind unregelmäßig angeordnet. Damit entfällt die Zuordnung zu Stockwerken im kranialen Bereich. Die Kammern gehen baumartig in gleicher Höhe vom Bronchus ab (Abb. 13, siehe auch S. 428).

Sowohl die rechte als auch die linke Lunge ist unsymmetrisch gebaut. Durch den Eintritt des Stammbronchus kann man die Lunge in einen kranialen und einen kaudalen Teil zerlegen. Die Grenze ergibt sich durch die getrennten Versorgungsgebiete der Arteria pulmonalis cranialis und caudalis und ihrer ableitenden Vene.

Man kann an der Lunge einen dorsalen Teil und einen ventralen Teil unterscheiden, die durch die Versorgungsgebiete der ventralen Kammern 1. Ordnung und der dorsalen gegeben sind. Die Grenze liegt ungefähr in der Mitte der Facies medialis, auf der Facies lateralis liegt sie etwas nach dorsal verschoben. Im dorsalen Teil herrscht der zentripetale (Anm. 1), im ventralen der zentrifugale Komplizierungsmodus (Anm. 4) vor.

Betrachtet man die Facies ventralis, fällt der lange longitudinale Septenzug (Anm. 5) auf, der zickzackförmig über ihre Mitte vom Hilus kaudalwärts verläuft. Zieht man eine Ebene durch diesen Septenzug (der ehemals den venösen Hauptseptenzug darstellte, Anm. 6), durch die Mitte des Bronchus bzw. des Cavum pulmonis und den Margo dorsalis, dann zerfällt die Lunge in zwei Hälften. Jede Hälfte hat gleich viel Kammern 1. und höherer Ordnung.

In Hilusnähe stehen die Achsen der Kammern 1. Ordnung senkrecht zum Bronchus. Je weiter kaudal oder kranial sie stehen, je stärker neigen sie sich in diese Richtung, die dorsalen weniger als die ventralen. Entsprechend den alternierend abgehenden Gefäßästen 1. Ordnung oder der Spiraltouren der Trennwände (Anm. 4) liegen die Kammern 1. Ordnung zueinander versetzt.

Jede Lunge läßt sich in eine kraniokaudale Folge von S t o c k w e r k e n gliedern, den Arterien oder Venen 1. Ordnung bzw. den Lufträumen entsprechend. Die ursprünglichste, am wenigsten durch stammesgeschichtliche Einflüsse veränderte Aufteilung und Versorgung eines Stockwerkes ist im 3. Stockwerk zu finden. Jedem Stockwerk lassen sich drei Orifizien zuordnen: zwei ventrale und ein dorsales mit ihren Kammern 1. Ordnung und der bereits beschriebenen Ventilierung (Abb. 18). Den weiter kaudal gelegenen Stockwerken lassen sich durch

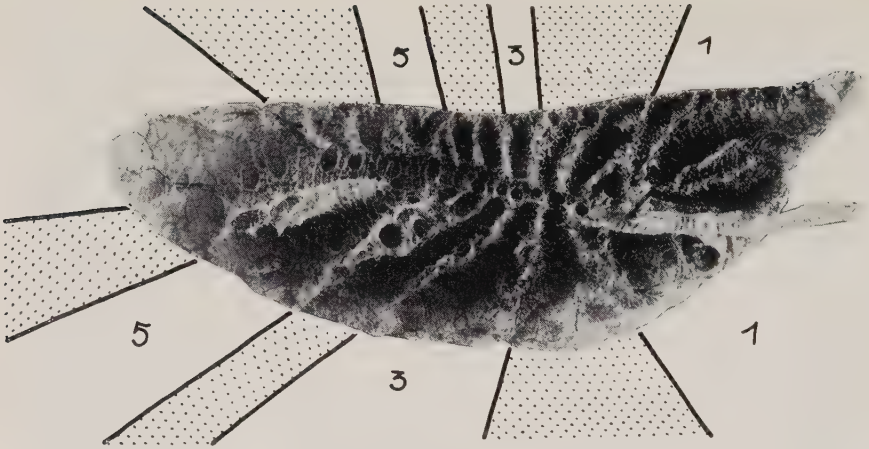


Abb. 18. Die Lage der einzelnen Stockwerke ist hervorgehoben. Das Cavum pulmonis craniale ist als ehemaliger Teil des 1. Stockwerkes mit dem 1. Stockwerk zusammen markiert. Die kleine, dreieckig erscheinende Kammer zwischen dem 2. Stockwerk und dem kranialen Bronchus ist der an dieser Stelle jetzt stehende ehemalige ventrolaterale Kammerteil des 1. Stockwerkes.

den sich auflösenden Bronchus mehrere Kammern 1. Ordnung zuordnen, die auf die eigentliche Lage und das eigentliche Lumen des Bronchus extrapoliert, wiederum zwei ventrale und ein dorsales Orifizium ergeben, sowohl rechts als auch links.

Atypisch und erst durch die stammesgeschichtliche Entwicklung zu verstehen ist der Aufbau des ersten Stockwerkes. Zu diesem rechnet das Cavum pulmonis craniale und die laterodorsal gelegene Kammer 1. Ordnung mit seinem entsprechenden Orifizium (in Abb. 18 und 13 die kleine dreieckig angeschnittene Kammer zwischen dem kaudalen und kranialen Cavum pulmonis) und die Hiluskammer. Letztere ist bei den einzelnen Spezies unterschiedlich ausgebildet. Sie liegt medial vom Bronchus und schmiegt sich, wenn sie entsprechend stark ausgebildet ist, an den extrapulmonalen Bronchus eng an.

Im Gegensatz zu ihrer Topographie wird sie auf Umwegen stets von der lateroventralen Kammer des 1. Stockwerkes mitventiliert. Diese unrationelle Ventilation muß sich im Laufe der Stammesgeschichte durch Umlagerung, Verwringung usw. (siehe S. 428) ausgebildet haben. Der mediale Anteil des auf gleicher Höhe gelegenen Lungenabschnittes wird etwas rückläufig vom 2. Stockwerk mitversorgt..

Das Luftraumsystem der linken Lunge gleicht im Prinzip dem der rechten. Man erwartet jedoch schon Unterschiede durch ihre andere Form. Statt einer ventralen und medialen Fläche besitzt die linke Lunge eine Facies ventromedialis (Abb. 6). So sind auch die

größten Unterschiede in diesem Bereich zu erwarten. Die mediale Reihe der ventralen Kammern 1. Ordnung teilt sich nicht immer in zwei Kammern 2. Ordnung. Sind zwei vorhanden, dann liegt die mediale Reihe nach dorsal verschoben. Außerdem fehlen hier die beiden Reihen 3. Ordnung, die an den venösen Hauptseptenzug grenzen. Der venöse Hauptseptenzug fällt hier mit dem Margo ventrolateralis zusammen. Im dorsalen Bereich sind die Seitendifferenzen unerheblich.

Die Analyse der Begrenzung einer Kammer beliebiger Ordnung führt zu den Ergebnis, daß jeder Kammer sechs benachbarte anliegen. Jede Kammer hat also sechs Wände und läßt sich als Stumpf eines Sechskantenprisma annähernd beschreiben. Alle Kammern 1. und höherer Ordnung sind mit Kammern letzter oder höchster Ordnung ausgekleidet. Sie sind von inkompletten Septen oder Septenzügen, viele auch nur von Septenäquivalenten begrenzt. Sie bedecken die gesamte Pleura, sofern der Platz nicht von einer Trennwand eingenommen wird. Die Masse dieser inkompletten Kammern liegt im Inneren der Lunge und bildet das eigentliche respiratorische Parenchym. Die inkompletten Kammern stehen oft in Dreiergruppen zusammen, enstanden durch strombahnbedingte Unterteilung einer größeren.

In dieser Größenordnung liegen auch die von Wolf (1933) beschriebenen Kommunikationen der Kammern aller Ordnungen (Abb. 19). Sie lassen sich an allen Präparaten nachweisen und sind vitalmikroskopisch immer zu finden. Die Kommunikationen sind nur in den parenchymarmen Teilen größer als die Kammern höchster Ordnung. Im Bereich des Margo dorsalis sind sie artabhängig nicht vorhanden oder nur angedeutet.

Die großen Trennwände führen die Arterien und die Venen 1. Ordnung. Jedem ventralen Orifizium läßt sich ein arterieller Ast 1. oder 2. Ordnung zuordnen. Er zieht am Rand des Orifiziums entlang und steigt von ventral zu seinem dorsal gelegenen Versorgungsgebiet auf. Die Venen sind weniger streng an die Orifizien gebunden, da die Vena pulmonalis weiter entfernt vom Bronchus bzw. Cavum pulmonis verläuft als die Arterie.

Die Arterie liegt ventrolateral zum Cavum pulmonis und gleicht sich erst in Höhe der dorsalen Endkammer dem Cavum pulmonis an. Der sich dadurch ergebende tote Winkel zwischen Arteria pulmonalis und dem Cavum pulmonis wird von der ventromedialen Kammerreihe ventiliert.

Die Lungenarterien entspringen einem gemeinsamen Truncus pulmonalis. Dieser teilt sich dorsal von der Aorta ascendens in die beiden Arteriae pulmonales communes. Sie verlassen bald die kraniale Richtung des Trunkus und biegen nach lateral um. Die rechte Arteria pulmonalis ist kürzer als die linke. Die linke tritt weiter kranial in die

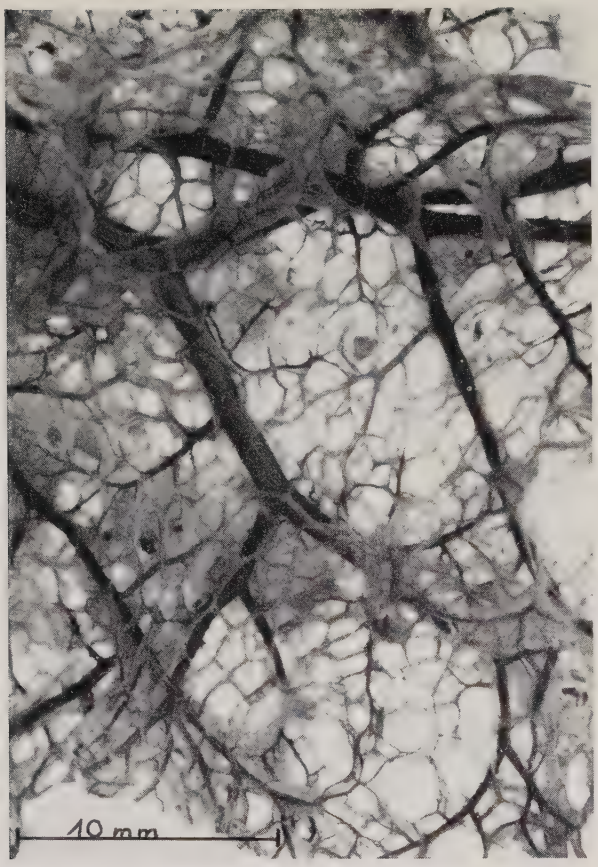


Abb. 19. Wand zwischen Kammern 1. Ordnung *(Varanus griseus)* mit zahlreichen WOLFSCHEN Kommunikationen zwischen benachbarten Kammern. Bei der parenchymarmen Lunge des Wüstenvarans sind sie besonders häufig.

Lunge ein als die rechte, und zwar mediokranial von der Vena pulmonalis. Sie teilt sich kurz nach ihrem Eintritt in einen kranialen schwächeren und einen kaudalen stärkeren Ast, die Arteria pulmonalis cranialis und caudalis. Das arterielle Stammgefäß unterkreuzt in der Regel die Vena pulmonalis cranialis und tritt von medial mit ihrem kranialen Ast und von dorsolateral mit ihrem kaudalen Ast an die gleichnamige Vene heran. Die Arterien folgen dem Cavum pulmonis und teilen sich jeweils am kaudalen und am kranialen Pol in eine Endgabel zur Versorgung der dorsalen kaudalen und kranialen Endkammer. Der laterale Ast entspricht der Arteria pulmonalis caudalis. Er ist auch in der Regel der stärkere und verfolgt daher meist die von der Arterie eingeschla-

gene Richtung. Im Bereich der kranialen Endkammer entspricht der mediale Ast der Arteria pulmonalis cranialis in Stärke und Richtung.

Die Venae pulmonales cranialis und caudalis konfluieren häufig erst nach ihrem Austritt aus der Lunge zur Vena pulmonalis communis dextra oder sinistra. Sie verläßt kaudal von der Arterie die Lunge und liegt vom Stammbronchus weiter entfernt als die Arterie. Entweder legt sie sich eng an die Arterien an, oder sie verläßt sie im kaudalen Drittel und zieht quer von dorsal nach ventral. Die kaudale Endgabel ist häufig nicht ausgebildet, sondern die laterale Seite wird durch starke Äste 1. Ordnung von medial mit abgeleitet. Bei vielen Lungen ist als dritte eine Vena pulmonalis medialis vorhanden, die das Übergangsgebiet zwischen Vena pulmonalis cranialis und caudalis ableitet. Man findet sie in Form aller Übergänge zwischen einem stark ausgebildeten Ast 1. Ordnung, sowohl der Vena pulmonalis cranialis, einem typologisch nicht systematisierbarem akzessorischen Gefäß und einem entsprechenden Ast 1. Ordnung der Vena pulmonalis caudalis.

Sowohl die Arterie als auch die Vene sind durch die Abgänge der Äste 1. Ordnung in ihrem kaudalen Drittel deutlich geschlängelt, die Arterie manchmal abgeknickt.

Die Zahl der Äste 1. Ordnung der Arteria pulmonalis steht in direkter Beziehung zur Anzahl der Stockwerke der Lunge. Kaudal vom Hilus liegen in jedem Stockwerk drei Äste 1. Ordnung: wenn eine Lunge n Stockwerke hat, besitzt sie in den kaudalen zwei Dritteln $3n$ Äste 1. Ordnung. Im kranialen Drittel ist diese Zahl nicht so deutlich, da häufig in einem Stockwerk weniger als drei Äste 1. Ordnung vorkommen.

Varanus	*flavescens*	*bengalensis*	*griseus*
Äste 1. Ordnung der A. pulmonalis caudalis	15 - 18	28 - 36	18 - 27
Äste 1. Ordnung der A. pulmonalis cranialis	6 - 9	9 - 12	6 - 9
Stockwerke n	5 - 6	9 - 12	6 - 9

Die Äste 1. Ordnung stehen zu Dreiergruppen geordnet in einem Winkel von ca. 120° zueinander und um 1 - 3 mm versetzt. Obwohl sie kontinuierlich spiralig von der Arteria pulmonalis abgehen, kann man meist drei Hauptabgangsrichtungen erkennen, seltener auch vier. An der rechten Lunge unterscheiden sich eine dorsale Reihe von einer ventrolateralen und einer ventromodialen. Die dorsale Reihe zieht direkt

auf den Margo dorsalis zu. Ist noch eine vierte Reihe vorhanden, dann zieht sie in dorsolateraler Richtung. Die linke Lunge besitzt eine ventrale bzw. ventrolaterale Reihe, eine dorsale und eine dorsolaterale. Als vierte Reihe käme entsprechend der Facies ventromedialis eine ventromediale hinzu.

Im kranialen Teil liegen die Äste 1. Ordnung zwar auch zu Hauptrichtungen formiert, jedoch fehlt eine strenge Reihenausrichtung. Die Dreieranordnung wird nicht immer eingehalten, und die Äste variieren stark in ihrem Kaliber. Häufig ist ein Ast so stark, daß benachbarte Gefäße eher den Charakter akzessorischer Gefäße haben (Abb. 29).

Neben diesen regelmäßig vorhandenen systematischen Gefäßen gibt es akzessorische. Sie versorgen tote Winkel, die durch die exzentrische Lage der Hauptgefäße zum Cavum pulmonis entstehen. Meistens sind es kleine, unscheinbare Gefäße, die in unregelmäßigen Abständen vom Stammgefäß abgehen und durch ihren großen Kaliberunterschied auffallen. Sie vergrößern die Zahl $3n$ um einen Faktor, der nicht nur von Spezies zu Spezies, sondern auch von Individuum zu Individuum stark variiert.

Alle Äste gehen entsprechend der Hämodynamik in einem nach kaudal geöffneten Winkel von ihren Muttergefäßen ab, die dorsalen in einem größeren als die ventralen (Abb. 20 und 22). Diejenigen, die direkt in Richtung Margo dorsalis ziehen, stehen fast senkrecht.

Manche Äste 1. Ordnung der ventralen Reihe teilen sich kurz nach ihrem Abgang in zwei gleichstarke Äste, die ihrer Versorgung und ihrem Kaliber nach als Arterien 1. Ordnung angesprochen werden müssen. Das Stück Arterie vor der Gabelung ist eine primäre Arterie 1. Ordnung, während die Gefäße, die aus ihr hervorgehen, sekundäre Arterien 1. Ordnung sind (I. Willnow, 1964). Derartige große Gabeln 1. Ordnung finden sich besonders häufig im dritten und vierten Stockwerk, sie können jedoch auch in jedem anderen vorkommen. Typisch ist sie für die ventrale Reihe bei linken Lungen. Im Bereich der dorsalen Arterien finden wir bei beiden Lungen häufig eine Teilung in zwei gleichstarke Äste, die jedoch wegen ihres Versorgungsgebietes den Charakter zweier Arterien 2. Ordnung haben. Man findet alle Übergänge von stark ausgebildeten Ästen 2. Ordnung bis zu einer frühen Endaufzweigung.

Die Vena pulmonalis hat weniger Äste 1. Ordnung als die Arteria pulmonalis. Die bei den Arterien übliche Dreizacksternordnung (Triradiant) ist bei den Venen nicht die Regel. Man findet oft nur zwei starke Venen 1. Ordnung, die in entgegengesetzter Richtung verlaufen und meist unter einem größeren Winkel als 120° zueinander in die Vena pulmonalis einmünden. Die Zahl der Rami 1. Ordnung wird noch durch eine sich ausbildende Vena pulmonalis medialis reduziert

Abb. 20. Ausgußpräparat mit Technovit einer linken Lunge *(Varanus flavescens)*. Medialansicht, Arterien dunkel, Venen hell. Die Gefäße sind zum Teil bis zur 4. Ordnung gefüllt. Das Kaliber der Arteria pulmonalis cranialis (1) nimmt schnell ab. Außerdem ist hier eine beginnende Arteria pulmonalis medialis (2) zu erkennen, die sich offensichtlich aus einem Ast der Arteria pulmonalis cranialis entwickelt hat.

Abb. 21. Skizze häufiger Formen von Ästen 1. Ordnung. Oben ein primärer Ast 1. Ordnung mit seiner Vene, dann folgt ein kleines akzessorisches Astpaar und unten ein Gabelpaar mit sekundären Ästen 1. Ordnung.

Abb. 22. Der Skizze Abb. 21 entsprechende Stelle aus einem Latexpräparat, ein häufiger Befund, kein Modell zur Skizze.

(Abb. 20). Dagegen sind die akzessorischen Venen 1. Ordnung vermehrt. Durch die starken Äste zeichnet sich die spiralige Anordnung besonders gut ab, da die Kontinuität durch größere Abflußgebiete gewahrt bleibt.

Im kranialen Bereich ist die typische Anordnung der Venen noch stärker gestört als bei den Arterien. Hier finden wir durch die wechselnde Ausbildung der Vena pulmonalis medialis und deren Einfluß ein wechselndes Bild vor. In groben Zügen kann man aber auch hier gleiche Verhältnisse wie im kaudalen Bereich erkennen.

Die Venen 1. Ordnung stehen nicht senkrecht auf der Vena pulmonalis, sondern auch sie bilden einen nach kaudal offenen Winkel. Dieser Winkel ist größer als der, den die ventralen Arterien 1. Ordnung mit der Arteria pulmonalis bilden, er ist jedoch kleiner als die Winkel zwischen den dorsalen Arterien 1. Ordnung und der Arteria pulmonalis. So kommt es, daß sich beide Äste 1. Ordnung in der Peripherie über- bzw. unterkreuzen. Im ventralen Bereich leitet die Vene Blut von einer weiter kranial abgehenden Arterie ab. Oder umgekehrt gesehen, haben die Arterien im ventralen Bereich die Neigung auf ihr kaudales Nachbargebiet überzugreifen. Im dorsalen Gebiet verhalten sich die Winkel der Gefäße umgekehrt. Hier haben die Venen scheinbar die Tendenz, nach kaudal überzugreifen und leiten das Blut einer weiter kaudal abgehenden Arterie ab.

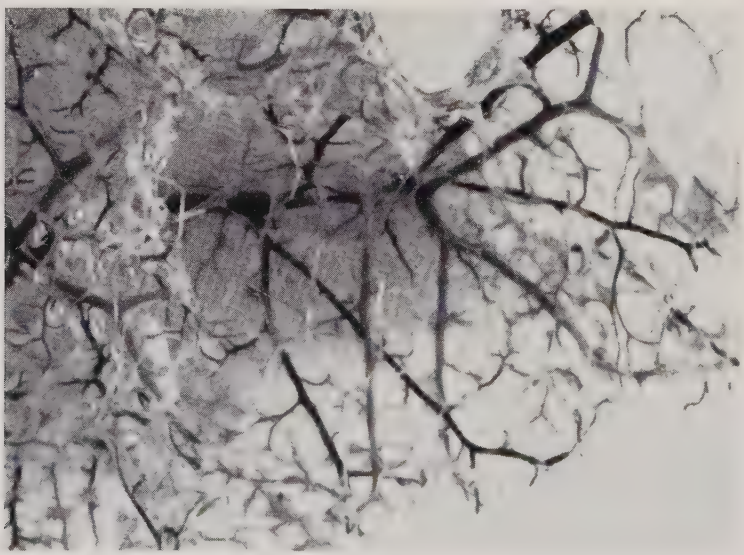


Abb. 23. Gabelbildung der Arterie und Vene 1. Ordnung (re. unten). Die Vene (hell) wiederholt die Form der Arterie (dunkel). Die arterielle Gabel wird von einer Vene 1. Ordnung und einer sekundären Vene 1. Ordnung abgeleitet.

Im allgemeinen wird die Arterie von drei benachbarten Venen abgeleitet, gelegentlich von zwei oder gar vier. Umgekehrt kann man definieren: eine zentral liegende Vene leitet das Blut dreier Arterien ab (gelegentlich auch zwei oder vier). Diese Aussage hängt davon ab, wo der funktionelle Schwerpunkt einer Versorgungseinheit angenommen wird.

Interessant ist, daß die arterielle Gabelbildung im nächsten Stockwerk von der Vene wiederholt werden kann oder umgekehrt, ohne mit der Arterie in dem Abfluß übereinzustimmen (Abb. 23). Das heißt: Zu- und Abfluß gehören verschiedenen Versorgungseinheiten an.

Die dachziegelartige Anordnung der Lufträume bringt es mit sich, daß die Arterien und Venen 2. Ordnung zwiebelschalenförmig in drei bis vier Stockwerken um das Cavum pulmonis herum angeordnet sind. Sie gehen ebenfalls in Form eines Triradianten von ihren Muttergefäßen ab. Die Triradianten sind bei den Venen und den Arterien gleich häufig. Auch in dieser Ordnung gehen in jedem Stockwerk drei Äste ab, so daß wir für den kaudalen Bereich einer Lunge von *Varanus flavescens* auf die Zahl 162 systematischer Äste 2. Ordnung kommen ($n = 6/3 \times 3 \times 2 \times 3 \times 3 = 2 \times 3^4$). Der Anteil der akzessorischen Gefäße ist in dieser Ordnung besonders groß, so daß die oben angegebene Idealzahl weit überschritten wird.

Das Gefäßmuster im Bereich der Äste 1. Ordnung war noch relativ leicht analysierbar und uniform. Die Gefäße liegen sich entweder gegenüber oder verlaufen miteinander in einer Kante, mit allen Übergängen. Von ihrer Lage zueinander wird das Gefäßmuster der 2. und 3. Ordnung geprägt. Unter den vielen Möglichkeiten, die sich konstruieren lassen, erscheinen immer wieder fünf Bilder (Abb. 24 a - e). Entweder verlaufen die Äste 2. oder 3. Ordnung in einer mehr oder weniger gekrümmten Ebene alternierend parallel zueinander. In diesem Fall verlaufen Arterie und Vene in zwei nebeneinanderliegenden Kanten eines Prisma (Abb. 24 a und b). Häufiger schneiden sich die Äste unter einem spitzen Winkel, weil ihre Stammgefäße bald die gemeinsame Ebene wieder verlassen. Ist die Strömungsrichtung in Vene und Arterie gleich, wird sie also in dieser Ordnung nicht geändert, dann liegen sich die Muttergefäße gegenüber (Abb. 24 c). Ändert sich die Strömungsrichtung, dann liegen die Muttergefäße nebeneinander (Abb. 24 d und e). In beiden Fällen haben wir verschiedene Abgangswinkel zwischen den Ästen 2. oder 3. Ordnung und ihren Muttergefäßen, so daß sie sich winklig kreuzen.

Die Äste 3. Ordnung stehen, mit erheblicher Einschränkung, dem Schema (Abb. 34) nach zu zwei Dritteln senkrecht zum Cavum pulmonis, zu einem Drittel parallel. Die zunehmende kaudale Neigung der Kam-

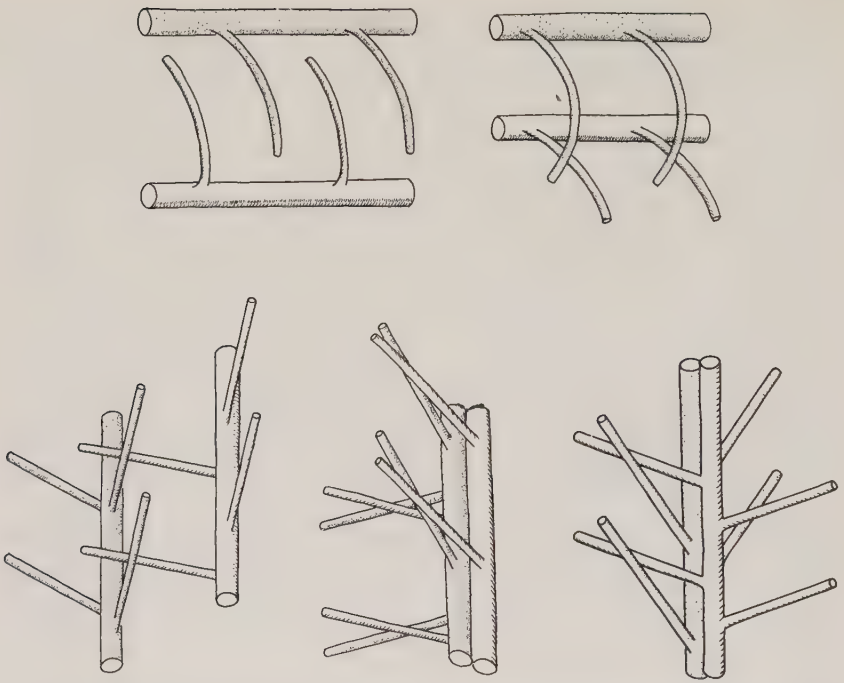


Abb. 24 a - e. Fünf verschiedene Kreuzungsmodi von Arterien und Venen 2. und 3. Ordnung. Die Skizze zeigt, wie in diesem komplizierten System zu- und abführender Schenkel ein Alternieren gewährleistet wird.

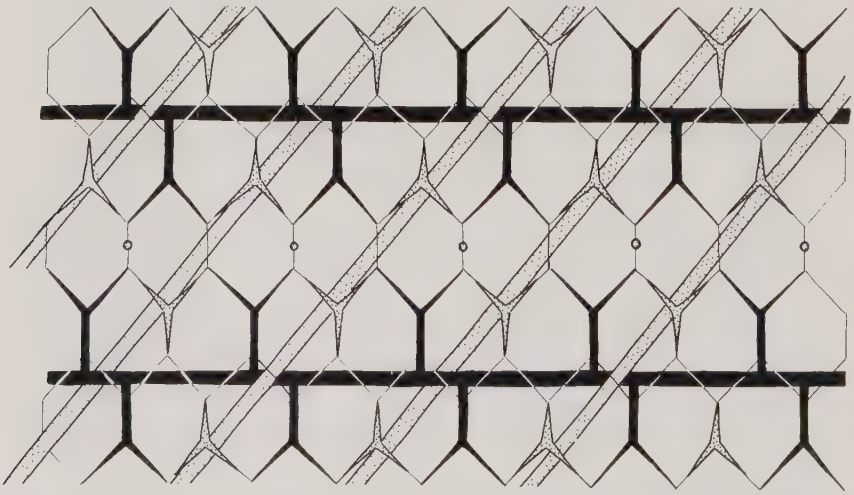


Abb. 25. Entstehung der Triradiantenfiguren auf der Lungenoberfläche, Grundriß zu Abb. 35. Arterien (schwarz) und Venen (punktiert) 4. bis 6. Ordnung und ihr Versorgungs- und Abflußgebiet.

mern verlagert die Gefäßrichtungen. Die Triradiantenanordnung ist auch hier bei den Arterien und Venen zu finden, wenn auch nicht so regelmäßig wie bei der 2. oder 4. Ordnung.

Im Idealfall wiederholt sich bei den Gefäßen 4. Ordnung die Anordnung im Raum der Gefäße 2. Ordnung mit ihren Abgängen. In dieser Ordnung geht die räumliche Ausrichtung der Gefäße mehr und mehr in eine flächige über. Die Gefäße 4. Ordnung verlaufen parallel zur Luftkammeroberfläche in den Wänden und geben ihre Äste zu den Lufträumen letzter Ordnung ab. Die Arterien verlaufen in arteriellen Septenzügen (Abb. 25). Ihre Äste 5. Ordnung steigen alternierend quer durch die Mittelstücke auf (Abb. 35). An den Firsten angekommen, teilen sie sich in zwei gleichstarke Gefäße 6. Ordnung. Diese haben die beiden angrenzenden Kammern zu versorgen. Da die Arterie 5. Ordnung auf ihrem Weg durch das Mittelstück bereits beide angrenzenden Kammern mit Blut versorgt, kommt also auf einen Ast 5. Ordnung drei Kammern letzter Ordnung als Versorgungsgebiet. Die Venen nehmen das Blut im funtionellen Schwerpunkt der drei Kammern auf und verlaufen im Gegensatz zu den Arterien gleicher Ordnungszahl unter einem Winkel von 45°.

IV. Diskussion

Die Formen der Kaltblüterlungen reichen kontinuierlich von der rein häutigen Lunge bis zur Parenchymlunge. Obwohl ihnen allen Konstruktionsprinzipien gemeinsam sind, finden wir doch grundsätzliche Unterschiede zwischen Amphibien- und Reptilienlungen.

Gemeinsam ist das Primat der Strombahn, das den Komplizierungsmodus der Lungen typogenetisch bestimmt (R. Willnow, 1964). Das Trennende besteht darin, daß die Amphibien dem zentralen Differenzierungstyp (Anm. 7), die Reptilien dem subpleuralen (Anm. 8) angehören.

Wenn man sich die Entfaltungsmöglichkeit der Strombahn einer rein häutigen Lunge vorstellt, sich steigenden Ansprüchen anzupassen, dann ergeben sich nur zwei Möglichkeiten: die zweidimensionale Ausbreitung (Subpleuraler Differenzierungstyp) und die dreidimensionale des zentralen Differenzierungstyps. Man sollte meinen, daß der subpleurale Differenzierungstyp bald an der Grenze seiner Entwicklungsfähigkeit angekommen ist, während der zentrale sich zum parenchymatösen Organ weiterentwickelt und damit durch bessere Ausnützung des Raumes eine höhere Leistungsfähigkeit erreicht.

Durch Faltseptenbildung und die Bildung großer Trennwände formt sich die subpleural differenzierte Lunge ebenfalls zu einem parenchy-

matösen Organ um und erreicht durch erhöhte Ansprüche größerer Reptilien oder anderer Biotope ein hohes Leistungsniveau. Alle Kaltblüterlungen zeigen in verschiedenen Abschnitten verschiedene Parenchymdichte und nach bisheriger Auffassung (Marcus, 1937) verschiedene Komplizierungshöhe. Bei den Amphibien zeigt sich der kaudale, ventrale und kraniale „Komplizierungsabfall" nicht so deutlich wie bei den Reptilien. Dieses Gefälle führt so weit, daß in der Literatur (Wolf, 1933) von einem mechanischen Teil (respiratorisch unterwertig) und einem respiratorischen Teil (respiratorisch vollwertig) gesprochen wird.

Die Warane gehören mit zu den größten rezenten Reptilienarten. Deshalb waren kompliziert gebaute, parenchymreiche und kompakte Lungen zu erwarten. Vergleicht man Lungen anderer Spezies gleicher Tiergewichtsklasse (Abb. 26) mit den entsprechenden Waranlungen, so erweisen sich die Waranlungen als unübersichtlicher, parenchymreicher und kompakter. Sie sind typische Vertreter des subpleuralen Differenzierungstyps und haben sich durch Bildung von Trennwänden und Faltsepten in parenchymreiche Organe entwickelt. Damit können sie den hohen Anforderungen der verhältnismäßig großen Tiere, die diese an den Gaswechsel stellen, genügen. An den Waranlungen läßt sich der Vorgang der zentrifugalen und zentripetalen Komplizierung an den verschiedenen Abschnitten noch besser, als z. B. bei den Schildkrötenlungen ableiten und demonstrieren.

Die großen Gefäße häutiger Lungen des subpleuralen Differenzierungstyps haben eine charakteristische Topographie. Die Vena pulmonalis liegt ventromedial, die Arteria pulmonalis dorso-

Abb. 26. Vergleichend anatomische Reihe der Lungen von Spezies gleicher Gewichtsklasse, aber sehr unterschiedlicher Gliederung des Lungeninneren und der Parenchymdichte. Von rechts nach links: *Eumeces schneideri, Varanus storri, Agama stellio.*

Abb. 27. Extrem unterschiedliche Ausbildung von Faltseptenzügen in der Lunge von *Varanus bengalensis* (rechts) und *Varanus griseus* (links). Während die rechte Lunge von außen keinen Anhalt für den inneren Aufbau erkennen läßt, erinnern die Endkammern der linken an die isolierten Luftschläuche von Chamäleonlungen.

lateral. Die Lungen der Varanidae gehören der Gefäßtopographie nach zum subpleural differenzierten Typ. Sie zeigen dessen Merkmale, die sich im Laufe der Stammesgeschichte waranspezifisch gewandelt haben. Auf der ventralen Seite ist ein longitudinaler Septenzug erhalten geblieben, der auf der Pleura den Verlauf der Vena pulmonalis markiert (Abb. 16). Dieser Septenzug entspricht einem ehemaligen venösen Hauptseptenzug in Ausdehnung und Richtung. Seine Höhe ist nur durch die Faltseptenbildung verändert. Seine Entstehung ist so vorstellbar, daß die Vene ihre alte Lage behalten hat, daß sie aber durch die zentrifugale Ausdehnung der Faltsepten passiv in die Tiefe verlagert worden ist. Infolgedessen liegt sie jetzt tief im Lungenparenchym, abweichend vom Urtyp des subpleural differenzierten Lungentyps. Die ehemalige ventromediale Lage ist noch zu erkennen.

Daß der venöse Hauptseptenzug noch erhalten ist, kann zwei Gründe haben:

1. Entweder ist die Vene später als die Arterie in die Tiefe gewandert, und dieser stammesgeschichtliche Weg ist noch nicht verwischt, oder 2. es ist bei der Faltseptenbildung in dem ventralen Bereich der Lunge nicht die Möglichkeit gegeben oder die Notwendigkeit vorhanden, aus statischen oder anderen Gründen, den Septenzug aufzulösen oder umzubauen.

Die ehemalige Lage der Arteria pulmonalis ist noch anhand der dorsolateralen Lage der Arteria pulmonalis caudalis erkennbar, die sie zur Vena pulmonalis caudalis einnimmt. Ein vielleicht vorhandener, ehemaliger arterieller Hauptseptenzug (Anm. 9) ist vollständig aufgelöst. Selbst die pleurale Narbe ist verwischt. Die Arteria pulmonalis ist gemäß der zentripetalen Komplizierung, die in diesem Bereich vorherrscht, durch Bildung von großen Trennwänden in die Tiefe gewandert und erhält damit ihren funktionellen Schwerpunkt. Bei ihrer Wanderung mußten nun die Tochtergefäße ebenfalls mitwandern, blieben jedoch an ihr Versorgungsgebiet angeschlossen. Die Abgänge verlagerten sich, und die Resultierende der Richtung beider dorsalen Äste 1. Ordnung ist gleich dem Weg, den die Arterie im Laufe ihrer stammesgeschichtlichen Wanderung genommen hat.

Bei etwas einfacheren Lungen des gleichen Differenzierungstyps finden wir den arteriellen Hauptseptenzug noch erhalten, z. B. *Heloderma* (Abb. 33). Hier unterscheidet sich der Verlauf der Arterie und der Vene nicht mehr wesentlich von dem der Warane. Ebenso ähnelt die Lungenkonstruktion bereits der der Varanidae. Sie ist nur noch nicht so weit fortgeschritten durchgebaut.

Die Arteria und Vena pulmonalis cranialis verhalten sich in ihrem Verlauf und ihrer Lage umgekehrt wie die kaudalen Hauptgefäße. Aber auch in Ventilationsschema und Gefäßversorgung weichen der kraniale Lungenabschnitt und das 1. Stockwerk von der sonstigen Lungenkonstruktion ab.

Das Cavum pulmonis craniale hat sich stammesgeschichtlich aus der ersten dorsalen Luftkammer 1. Ordnung entwickelt, deren Gefäße 1. Ordnung zu der Arteria bzw. Vena pulmonalis cranialis heranwuchsen. Die Verlagerung des dorsalen Abschnittes des ersten Lungenstockwerkes nach kranial brachte nun eine interessante Verschiebung der dazugehörigen ventralen Kammern 1. Ordnung mit sich. Die beiden Orifizien wanderten nach dorsolateral. Auf diesem Weg müssen sie verschmolzen sein, denn dieses Stockwerk hat als einziges nur zwei Orifizien. Die jetzt dorsal gelegene Kammer 1. Ordnung lag ehemals ventrolateral, die jetzt ventrolateral gelegen lag ventromedial. Es fand also eine Wanderung der Kammern 45° um die Längsachse statt. Beweis dafür und letzter Rest des ursprünglichen Zustandes ist noch die Ven-

tilation auf Umwegen der medial gelegenen Hiluskammer. Schwächer ausgeprägte Merkmale dieses Entwicklungsganges finden sich noch im 2. Stockwerk. Die ventromediale Kammer besitzt neben der nach kaudal geneigten Kammer 2. Ordnung noch eine Kammer, die nach kranial führt und den ehemaligen Platz der gewanderten ventromedialen des 1. Stockwerkes einnimmt.

Die subpleural differenzierte Lunge, die sich die dritte Dimension noch nicht erschlossen hat, kann ihre Leistungsfähigkeit nur durch Größenwachstum oder Steigerung der Komplizierungshöhe verbessern. Das einfache Größenwachstum der Lunge wird durch die geringe Tiergröße bald unrationell. Der Strombahnlänge und damit dem Komplizierungsgrad wird durch das Niederdrucksystem bald eine natürliche Grenze gesetzt.

Mit dem Erfassen der dritten Dimension bleibt der Komplizierungsgrad auf der erreichten Stufe stehen. Bei der Bildung von Faltsepten und großen Trennwänden werden bereits vaskularisierte Septenzüge um- und ausgebaut. Es kommt in diesem Rahmen zu unterschiedlicher Parenchymdichte, weil ein Teil eingefaltet, der andere ausgedehnt wird. Die Extreme sind der Margo dorsalis und die ventralen Kammern. Im Zuge der zentripetalen Komplizierung werden mehrere Schichten übereinandergelagert, was zu einer Verdichtung auch des Gefäßnetzes führt. Dadurch wird die respiratorische Leistungsfähigkeit heraufgesetzt. Im Bereich der ventralen Kammern nimmt die Parenchymdichte durch die zentrifugale Komplizierung ab. Das bereits vorhandene Gefäßnetz reicht zur Ernährung aus.

Wir finden also bei den hochkomplizierten Lungen vom subpleural differenzierten Typ keinen wirklichen Komplizierungsabfall nach der Vorstellung von R. Willnow (1965), sondern nur eine unterschiedliche Parenchymdichte. Wahrscheinlich greift die Lunge erst dann wieder auf die Steigerung der Komplizierungshöhe zurück, wenn die Gliederung des Luftraumsystems den des Gefäßbaumes übertrifft und ein leistungsfähigeres Kreislaufsystem eine höhere Komplizierung ermöglicht. Dann werden beide Entwicklungen entweder parallel oder in einem Regelkreis ablaufen. Vielleicht liegt an diesem Punkt der Entwicklung der Übergang zur Säugerlunge.

Mertens beschrieb 1942 die stammesgeschichtliche Entwicklung verschiedener Merkmale der Waranarten. Er orientierte sich dabei vordergründig an osteologischen Merkmalen, besonders der Präorbitalregion mit Sitz und Form der Nasenlöcher, der Beschuppung und der Schwanzform. Er sieht von den vorliegenden Arten den Wüstenwaran als den am stärksten spezialisierten und am weitesten fortgeschrittenen an. Fast auf gleicher Entwicklungsstufe steht der Steppenwaran. Altertümlicher sind zunächst der Gelbwaran, gefolgt vom Bengalenwaran, dann

auf gleicher Stufe stehend, der Nilwaran und der Bindenwaran. Der Zwergwaran (*Varanus storri*) war noch nicht bekannt.

Nun ergibt sich die Frage, wieweit die Lungenmerkmale der von uns untersuchten Arten der Mertensschen Aufstellung entsprechen. Man könnte die Meinung vertreten, daß die stark gelappten Lungen der einen Gruppe der Warane ein ursprüngliches Merkmal sind, und daß im Laufe der Evolution die tief aufpräparierbaren großen Trennwänden geworden sind. Diese Theorie würde mit der Mertensschen Aufstellung übereinstimmen.

Die Lunge von *Heloderma* ähnelt unter den hochkomplizierten Reptilienlungen in Form, Konstruktion und Strombahnmerkmalen der Lunge von *Varanus storri* und *Varanus griseus,* so daß es vertretbar ist, sie zu vergleichend anatomischen Betrachtungen heranzuziehen. Sie ist ebensowenig gelappt wie die von *Varanus storri* bzw. *Varanus griseus.*

Außerdem fällt bei Betrachtung der Kammern höchster Ordnung bei *Varanus griseus* auf, daß die typische Dreieranordnung meist nur angedeutet oder unvollkommen ist. Wir finden häufig Kammern 5. Ordnung, die nur durch Septenäquivalente teilweise unterteilt werden. Dieses Merkmal ist offensichtlich noch primitiv und läßt sogar eine Komplizierungsstufe niederer Ordnung annehmen (siehe S. 405). So läßt sich die Annahme vertreten, daß das partielle Dominieren der zentrifugalen Komplizierung ein neuartiges Merkmal ist.

Die Luftkammern 1. und 2. Ordnung kann man gedanklich durch Koordinatentransformation auf regelmäßige Sechskant-

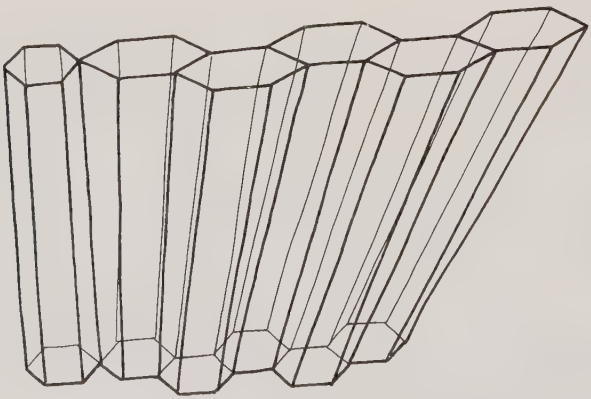


Abb. 28. Kontinuierliche Umformung der schiefen Sechskantpyramidenstümpfe aus einem Sechskantprisma nach Art einer Koordinatentransformation. Eine Modellvorstellung für die Entwicklung der sich von Stockwerk zu Stockwerk immer mehr nach kaudal neigenden Kammern 1. Ordnung.

prismen zurückführen (Abb. 28). In der Schlangenlunge kann man geometrisch recht genaue Systeme von Sechskantprismen finden. Diese Sechskantprismen haben sich durch verschiedene Wachstumsgeschwindigkeiten zu den jetzigen schiefen Sechskantpyramidenstümpfen entwickelt.

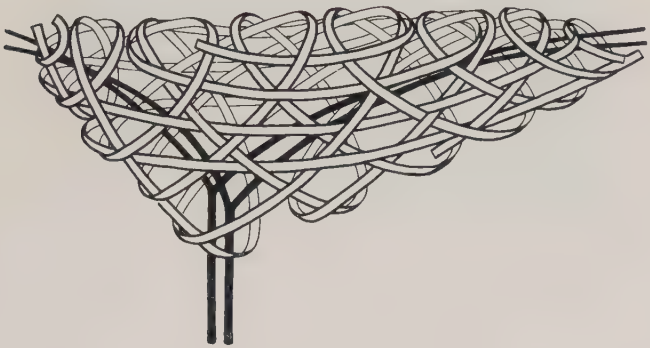
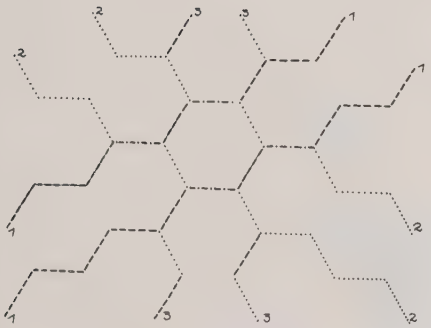


Abb. 29. Schema der drei Spiralen, die sich auf der Oberfläche einer dekortierten Lunge verfolgen lassen. Die Vasa pulmonalia sind schwarz eingezeichnet. Diese Spiralen sind eine Grundlage des Konstruktionsplanes aller Waranlungen.



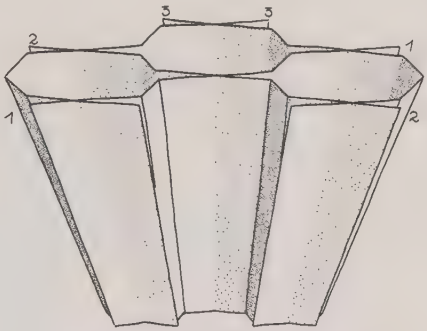


Abb. 30 und 31. Die Spiralen der Abb. 29 sind genauer betrachtet nicht gradlinig, sondern zickzackförmig, wie in der Grundrißzeichnung der Abb. 30. Die Teilstücke der Zickzacklinien stehen unter 120° aufeinander. Aus der Kreuzung der Linien 1 und 2 ergibt sich zunächst der hexagonale Kammergrundriß, außerdem die Linien 3, die sich abwechselnd aus Teilstücken von 1 und 2 zusammensetzen. Die Abb. 31 zeigt am Beispiel dreier Kammern, wie aus der Durchdringung der Spiralblätter 1 (Fläche weiß) und 2 (locker punktiert) das Spiralblatt 3 (dicht punktiert) entsteht.

Denkt man sich die Waranlunge aus derartigen Sechskantpyramidenstümpfen zusammengesetzt, kann man die Kammerwände zwei Trennwandsystemen zuordnen: Die gegenüberliegenden Wände jeder Luftkammer gehören immer zum selben System (Abb. 30). Reiht man die zugehörigen Wände aneinander, so kann man zwei Spiralen zusammensetzen, die sich von kaudal nach kranial zirkulär um die Lunge herumwinden (Abb. 29). Sie kreuzen sich unter einem Winkel von ca. 60°. Die Spirale mit dem niedrigsten Steigungswinkel dreht sich um die Arteria pulmonalis. In ihr verlaufen die meisten arteriellen Äste 1. und ein Teil 2. Ordnung. Die zweite Spirale besitzt einen etwas größeren Steigungswinkel und windet sich um die Vena pulmonalis. Sie führt die Venen 1. und zum Teil 2. Ordnung. Dazu kann man eine dritte Spirale herausarbeiten, die in Längsrichtung zum Cavum pulmonis verläuft und die Wände der Luftkammern höherer Ordnung bildet. Diese hat von allen Spiralen den niedrigsten Steigungswinkel. Sie ist kein selbständiger Baustein. Das Blatt, das sie bildet, ist ein schwer analysierbarer Mischseptenzug (Anm. 10). Sie setzt sich abwechselnd aus Abschnitten des arteriellen und des venösen Spiralblattes zusammen (Abb. 31). So sind in der dritten Spirale Arterien und Venen gleichstark vertreten.

Die Spiralblätter kommen dadurch zustande, daß die Arterien und Venen 1. Ordnung in einem Winkel von 120° zueinander versetzt aus ihrem Muttergefäß abgehen. Die Äste 1. Ordnung gehen an dem Berührungspunkt der Spirale mit dem Gefäß ab (Abb. 32). Jeweils der

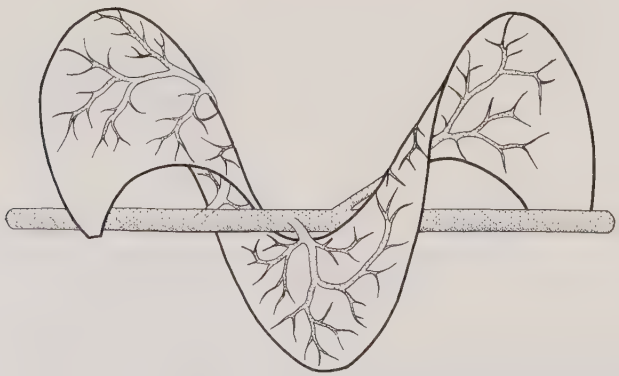


Abb. 32. Darstellung eines Spiralblattes mit den dazugehörigen Gefäßen 1. Ordnung, wie es sich um die Arteria pulmonalis windet. Die Arterien zweigen nacheinander, um 120° versetzt, von der Arteria pulmonalis ab. In Achsenrichtung der Arteria pulmonalis gesehen, entsteht die Triradiantenanordnung.

Abb. 33. Die ausgewählte Photographie zeigt den Ausschnitt einer Lunge von *Heloderma suspectum*. Exzentrisch zum Cavum pulmonis liegen unten die großen Gefäße (1). Um sie herum sieht man eine Spirale, die sich nach innen windet. In ihr verlaufen die großen Blutgefäße (2). Die Lunge von *Heloderma suspectum* stellt einen einfachen Modellfall für die Spiralkonstruktion dar. Wie sich hier die Lungenkonstruktion auf eine Spirale stützt, durchdringen sich bei der Lunge der Warane zwei derartige Blätter.

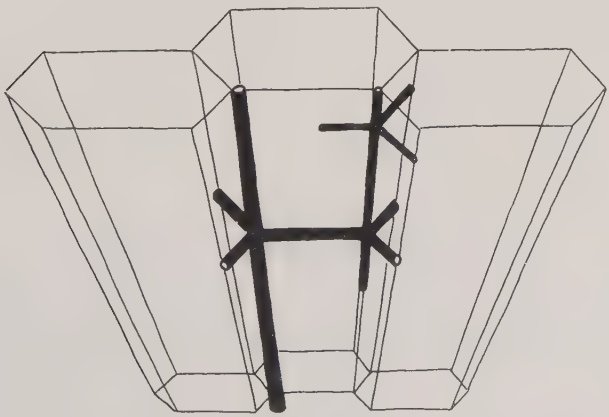


Abb. 34. Typische Lage der Arterien 1. bis 4. Ordnung in den Kammerwänden der Luftkammern 1. Ordnung.

kraniale und der kaudale Ast zweier benachbarter Stockwerke sind gegenläufig, der mittlere versorgt den Raum der Spirale, der noch verbleibt. Das erklärt den stereotypen Befund, daß alle Arterien 1. Ordnung in einer Dreiergruppe, wie ein Triradiant angeordnet, aus der Arteria pulmonalis entspringen.

Da die venöse Spirale einen größeren Steigungswinkel besitzt als die arterielle, ist hier die Triradiantenanordnung der Äste 1. Ordnung nicht so häufig. Manchmal fehlt der mittlere Ast. Dafür sind die beiden anderen Äste stärker ausgebildet und reicher verzweigt, so daß an ihnen die Spirale noch deutlicher wird, weil die Kontinuität gewahrt bleibt.

An den Kreuzungsstellen der Spiralblätter benutzen die Gefäße die Möglichkeit, von einem Spiralblatt zum anderen überzuwechseln. Das erklärt, daß in ein und demselben Blatt Arterien und Venen verschiedener Ordnung zu finden sind. Zum Beispiel verläuft mit einer Arterie 1. Ordnung als Leitgefäß eine Vene 2. Ordnung und umgekehrt. Die Zugehörigkeit einzelner Abschnitte einer Spirale ist am Leitgefäß erkennbar.

Der arterielle und venöse Triradiant der 2. Ordnung läßt sich leicht erklären, wenn wir den häufigsten Fall herausgreifen, daß das Muttergefäß nahe einer Kante eines Sechskantprismas verläuft (Abb. 34). Die Triradianten der 3. Ordnung sind Pseudoanordnungen. In Wirklichkeit liegen sie alle drei in einem Winkelbereich von 0° bis 180°. Der erste liegt bei 0°, der zweite steht senkrecht auf ihm, und der dritte liegt in einem Winkel von 180° zum ersten. Der Triradiant der 4. Ordnung wird wieder von Winkeln von 120° gebildet und entspricht dem der 2. Ordnung. Das Gefäß verläuft parallel zum Cavum pulmonis. Die kleinsten Triradianten, die bereits pleural auffallen, sind wieder Pseudoanordnungen (Abb. 35). Sie werden dadurch gebildet, daß jeweils drei Luftkammern höchster Ordnung von einer Arterie 5. Ordnung versorgt werden und, von der Pleura her betrachtet, als Triradiant erscheinen. Die entsprechende venöse Ordnung bildet einen echten Triradianten. Bis zur 4. Ordnung verhalten sich Arterien und Venen gleich, in der 5. und 6. Ordnung verschieden.

Das Blut einer Arterie wird in den peripheren, häutigen Lungenbereichen von zwei benachbarten Venen gleicher Ordnung abgeleitet. Daher gibt es in der vorwiegend flächenhaft entfalteten Lunge, in der alle Gefäße bis zur 3. und 4. Ordnung subpleural liegen, alternierend gleich viele zu und ableitende Gefäße gleicher Ordnung. Welche Verhältnisse herrschen nun in den parenchymreichen, massiven Lungenteilen?

Tatsächlich fand sich auch im Raum ein Alternieren, dessen Konstruktionsgrundlage die sich kreuzenden Spiralen sind. Sie ermög-

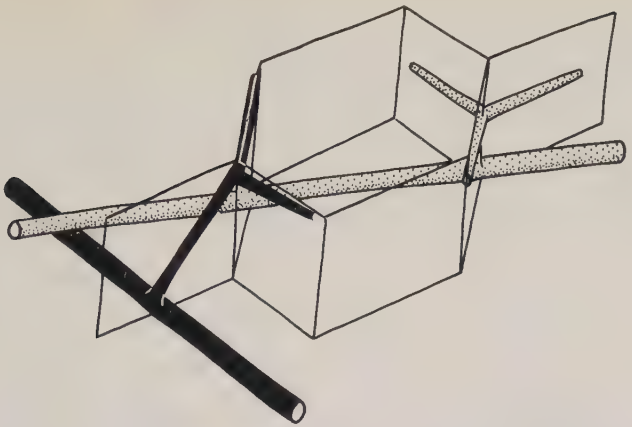
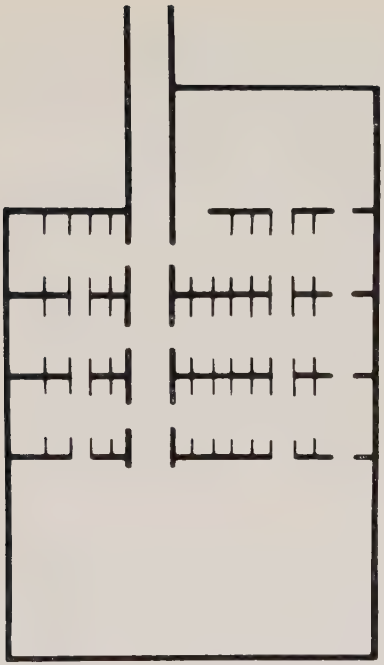


Abb. 35. Typische Lage der Arterien (schwarz) und Venen (punktiert) 4. bis 6. Ordnung.

lichen ein raumgitterförmiges Durchdringen beider Strombahnschenkel. Die Aufteilung des Lungenraumes in Sechskantprismen, deren Wände sich unter einem Winkel von 120° aneinanderfügen, schafft mehr Durchdringungsmöglichkeiten als einfache Kreuzungen. Der Aufbau eines hohen Parenchyms durch Faltsepten und große Trennwände führt zu einer Vergrößerung des Gesamtquerschnittes der Endstrombahn. Als Folge davon kommt es zu einer Kaliberzunahme der sie versorgenden Arterien und Venen, die außerdem noch einen kürzeren Weg in den Prismenwänden einschlagen können. Diese relative und absolute Verkürzung der peripheren Lungenstrombahn sichert der Lunge bei ihrer Entwicklung zum parenchymreichen, kompakten Organ immer eine ausreichende Blutversorgung. Alternieren von Arterien und Venen gleicher Ordnung ist bei diesem räumlichen Lungenbauplan nicht mehr die Regel.

Die von Wolf beschriebenen Kommunikationen sind bei den Lungen der Warane zahlreich vorhanden. Sie gehören nicht zum System der zuführenden Luftwege. Nach unseren Beobachtungen auch bei Lungen einzelner Schildkröten — und Chamäleonlungen handelt es sich nicht um Artefakte, sondern um eindeutige anatomische Befunde.

Ein Septum oder eine Trennwand dient neben dem Gasaustausch auch der Stabilität der Lunge durch Verspannungen. Wird ein Septum für den Gasaustausch nicht mehr benötigt, wird es soweit reduziert (Ökonomieregel, Anm. 10), wie es die Stabilität der Lunge erlaubt (Stabilitätsregel, Anm. 11). Die Kommunikationen könnten der Beginn derartiger Reduktionen sein. Dafür spricht auch ihre Vorzugslage ventral und kaudal. Extrem ausgebildet sind sie beim Chamäleon,



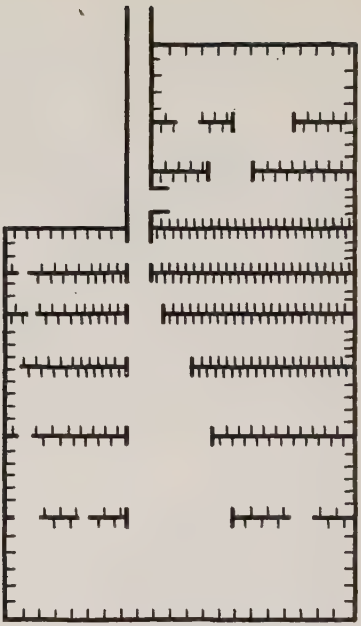


Abb. 36. Das Schema der Waranlunge von Wolf (1933) soll zeigen, in welchem großen Umfang eine intrapulmonale Luftzirkulation durch mehrere Reihen von Kommunikationen (Abb. 19) zwischen benachbarten Kammern möglich ist.

Abb. 37. Schematisierung nach dem Wolfschen Muster. Die Kommunikationen sind zwischen Kammern außerhalb der zuführenden Luftwege im wesentlichen auf eine schmale subpleurale Zone beschränkt. Sie sind außerdem so klein, daß hier keine nennenswerten Luftverschiebungen zwischen den benachbarten Kammern vorstellbar sind.

dessen große Gefäße zum Teil frei durch das Cavum pulmonis ziehen. Im Bereich des Margo dorsalis finden wir bei manchen parenchymreichen Lungen (*Varanus flavescens, Varanus niloticus, Varanus bengalensis*) keine derartigen Reduktionen, bei anderen parenchymärmeren sind sie auch dort vorhanden (*Varanus exanthematicus, Varanus griseus*). Sie werden um so häufiger, je größer die Kammern höchster Ordnung werden, also je parenchymärmer der betroffene Lungenabschnitt ist. Gleichermaßen steigt auch die Größe der Kommunikationen. Dieser von Spezies zu Spezies, und von Lungenabschnitt zu Lungenabschnitt wechselnde Befund zeigt, daß die Wolfschen Kommunikationen kein notwendiger Bestandteil des Luftraumsystems sind.

Auf Grund unserer Untersuchungen können wir uns den Vorstellungen Wolfs (1933) nur eingeschränkt anschließen. In Abb. 37 stelle ich

ein seinem Rahmen angepaßten Schema dem Wolfschen gegenüber (Abb. 36). Größe, Art und Lage der Kommunikationen in der Waranlunge fanden wir anders als Wolf sie beschreibt. Dazu kommt, daß sie dort, wo sie nach Wolf funktionell am wirkungsvollsten wären, fast vollständig fehlen: im Bereich des Margo dorsalis und anderen parenchymreichen Abschnitten. Nach den uns vorliegenden Befunden ähnelt das Belüftungssystem der Waranlunge nicht dem Kreislaufsystem der

Abb. 38. Das Querschnittsschema der Waranlunge aus Milani (1894, rechts) zeigt als wesentliche Merkmale eine ventrolaterale und eine ventromediale Kammerreihe 1. Ordnung und die Dreiteilung der dorsalen Kammerreihe 1. Ordnung. Milani berücksichtigt nicht die charakteristische Querschnittsfigur der Lunge mit ihren Seitenunterschieden (Abb. 5 und 6). Es erweckt den Anschein eines zu dichten Parenchyms. Kammern 2. Ordnung, deren Fundi nicht subpleural liegen, gibt es selten. Gegenübergestellt ist ein Querschnitt der rechten Lunge in Höhe des 3. Stockwerkes nach unseren Befunden.

Belüftung bei Vogellungen. Kreislaufbewegungen der Luft dagegen sind überall in den stark erweiterten, in der Lungenperipherie liegenden Lufträumen vorstellbar, bei denen die Kommunikationen für den Luftaustausch nützlich sein können.

V. Zusammenfassung

1. Die Lungen von *Varanus storri, Varanus griseus, Varanus flavescens, Varanus niloticus, Varanus exanthematicus, Varanus salvator, Varanus bengalensis* wurden morphologisch deskriptiv bearbeitet.

2. Die Lungen wurden vitalmikroskopisch und makroskopisch präpariert. Ihre Gefäße wurden entweder mit Latex injiziert und gebläht

getrocknet, oder mit Kunstharzen gefüllt und die Lunge mazeriert.

3. Die Beziehung zwischen der Blutstrombahn und der Lungenkonstruktion wurde analysiert.

4. Die triradiantenförmige Gefäßaufzweigung in aller Ordnungen beherrscht das Strombahnmuster und steht in bestimmter Beziehung zu der dreidimensionalen Strombahnentfaltung.

5. Die Art und Weise, in der Arterien und Venen in Fläche und Raum alternieren, wurde näher untersucht.

6. Die Lunge von Waranen gehört dem subpleuralen Differenzierungstyp an und hat hat sich durch die Bildung von Trennwänden und Faltsepten kompliziert.

7. Die versetzte Stellung der Gefäßabgänge bewirkt eine Verwringung der Trennwände in drei sich durchdringende Spiralblätter mit unterschiedlichem Steigungswinkel.

8. Die Komplizierung geht bis zur 6. Ordnung in allen Lungenabschnitten. Die Parenchymdichte und die Komplizierungshöhe sind unabhängig voneinander.

9. Die Lufträume lassen sich durch Koordinatentransformation auf regelmäßige Sechskantprismen zurückführen.

10. Man kann an Hand der Lungen eindeutig die Art, oft auch die Unterart bestimmen.

11. Auf Grund des vorliegenden Materials besteht kein Anhalt für wesentliche Formunterschiede zwischen den Lungen der einzelnen Arten.

Definitionen einiger Begriffe

Das Septum ist der einfachste Typ einer Trennwand zwischen benachbarten Lufträumen. Es besteht aus Mittelstück, First und Basis. Der freie Rand, der First, liegt dem Cavum pulmonis am nächsten. Das Mittelstück, der größte Abschnitt, schließt sich an den First an. Das Septum endet mit der Basis, die entweder an der Pleura pulmonalis oder bei höchstkomplizierten Lungen der Krokodile, der Warane und der Schildkröten auf dem Mittelstück eines anderen Septums. Große Septen zerfallen mit zunehmender Komplizierung in kleinere.

Anm. 1

Faltseptenzüge entstehen im Rahmen der zentrifugalen Lungenkomplizierung, indem sich Kammerfundi nach zentrifugal immer stärker ausdehnen.

Anm. 2

Septenäquivalente sind rudimentäre bzw. im Entstehen begriffene Septen, die kein Mittelstück besitzen, sondern deren Basis und Firste aufein-

anderfallen. Es gibt Septenäquivalente, die eine Vene führen, solche, die im histologischen Bild nur aus einem Bündel glatter Muskulatur zu bestehen scheinen, in dessen ferneren Verlauf erst eine Vene liegt und andere, die kompliziert zusammengesetzt sind. Letztere finden sich, verschiedene geschlossene und offene, maschenähnliche Formen bildend, besonders in den respiratorisch unterwertigen Abschnitten der Reptilienlungen.

Anm. 3

Inkomplette Septen sind Septen, deren Mittelstück nach einer Seite an Höhe verliert, bis First und Basis zusammenfallen. Die Firste inkompletter Septen verbinden also nicht zwei Septen(züge) miteinander.

Anm. 4

Große Trennwände entstehen im Rahmen der zentripetalen Lungenkomplizierung durch Einfaltung der Lunge und zentripetal wachsende Septen. Sie sind nicht aufpräparierbar.

Anm. 5

Große Septen zerfallen mit zunehmender Komplizierung in kleinere. Diese kleineren bilden dann zusammen einen Septenzug. Septen gleicher oder verschiedener Ordnungen typogenetisch verschiedener Herkunft können sich zu einem Mischseptenzug zusammenschließen.

Anm. 6

Der venöse Hauptseptenzug ist ein beim ersten Komplizierungsschritt auftretender mächtiger Septenzug, in dessen First die Vena pulmonalis zentraldifferenzierter Lungen liegt. Die Basis eines venösen Hauptseptenzuges kann als stammesgeschichtliche Narbe angesehen werden, die von der Tiefenwanderung der Vene zurückgeblieben ist.

Anm. 7

Bei zentraler Differenzierung wandert die Strombahn in der Reihenfolge Vena pulmonalis, Venen 1. bis n-ter Ordnung, Arterien n-ter bis 1. Ordnung, Arteria pulmonalis in die Lungentiefe, selbst bei niederer Komplizierung.

Anm. 8

Bei subpleuraler Differenzierung verharren die stärkeren Gefäße so lange wie möglich an der Oberfläche, noch bei hoher Komplizierung.

Anm. 9

Der arterielle Hauptseptenzug führt entweder eine Arterie als stärkstes Gefäß oder unterhält zu ihr enge topographische Beziehungen.

Anm. 10

Ökonomieregel: „Die unter dem Primat der Strombahn bei der Lungenkomplizierung gebildeten und mechanisch gesicherten Formen werden bei weiterer Komplizierung um- oder abgebaut, soweit die Ökonomie es erfordert und die Funktion und Stabilität es erlauben." (zitiert aus R. Willnow, 1965).

Anm. 11

Stabilitätsregel: „Die unter dem Primat der Strombahn bei zunehmender Lungenkomplizierung gebildeten Formen werden durch Konstruktion und Umbauten derart gesichert, daß die Formstabilität der Lunge und Lage-

stabilität ihrer Strombahn ohne Einbuße erhalten bleiben." (Zitiert nach R. Willnow, 1965.)

Herrn Professor Dr. R. Willnow danke ich für die Überlassung des Themas und sein stetes Interesse am Fortgang der Arbeit, Frau Dr. I. Willnow für wertvolle Hinweise, Frau H. Marklin für ihre freundliche Hilfe bei den photographischen Arbeiten, und Herrn F. Kaschulla für sorgsame Wartung der Versuchstiere.

Literaturverzeichnis

Hilber, H., Der formative Einfluß der Luft auf die Atmungsorgane. (Vergleichende Untersuchungen über Bau und Entwicklung von Reptilien- und Säugerlungen.) Morph. Jahr. *71*, 181 - 265, 1932.

Marcus, H., Lungen, in Bolk — Göppert — Kallius — Lubosch, Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Band III. 909 - 988. Berlin-Wien, 1937.

Mertens, R., Die Familie der Warane (Varanidae) Teil 1 - 3, Abh. Senck. Naturfor. Ges. *462, 465, 466,* 1942.

— Über die Rassen des Wüstenwarans *Varanus griseus,* Senck. Biol. 35 Frankfurt (Main), 353 - 357, 1954.

— Bemerkungen über die Warane Australiens, Senck. Biol. *39* Frankfurt (Main), 229 - 264, 1958.

Milani, A., Beiträge zur Kenntnis der Reptilienlunge, I. Lacertilia, Zool. Jahrb. Abt. Anat. *7*, 545 - 593, 1894.

— Beiträge zur Kenntnis der Reptilienlungen II. Zool. Jahrb. Abt. Anat. *10*, 93 - 156, 1897.

Rotter, J., Die Warane (Varanidae), Wittenberg Lutherstadt, 1963.

Schmidt, K. P., Inger, R. F., Reptilien, München-Zürich, 1957.

Willnow, I., Die Lunge von *Amphiuma means means,* 1. Mitteilung, Zool. Beitr. N. F. *10* 29 - 84, 1964.

— Die Lunge von *Amphiuma means means,* 2. Mitteilung, Zool. Beitr. N. F. *14* 359 - 386, 1968.

Willnow, R., Das Primat der Strombahn für die Lungenkonstruktion, 2. Europ. Konf. Mikrozirkulation, Pavia 1962. Bibl. anat. vol. 4, pp. 389 - 395, 1964.

— Eine Theorie der stammesgeschichtlichen Lungenkomplizierung, Habilitationsschrift, Berlin, 1965.

Wolf, S., Zur Kenntnis von Bau und Funktion der Reptilienlungen, Zool. Jahrb., Anat. *57*, 139 - 190, 1933.

(Die Definitionen Anm. 1 - 9 sind angelehnt an R. Willnow.)

Anschrift des Verfassers:
Uta Kirschfeld
1 Berlin 19 (Charlottenburg)
Angerburger Allee 51

Lebenslauf

Ich bin am 20. Oktober 1943 in Brieselang, Kreis Nauen, als Tochter des Regierungsrates Dr. Leonhard Kirschfeld und seiner Ehefrau Ursula geboren worden.

Im September 1950 wurde ich in die Brieselanger Grundschule eingeschult. Nachdem mein Vater 1955 nach zehnjähriger russischer Gefangenschaft nach Westdeutschland entlassen worden war, flohen wir nach Westberlin. Ich besuchte ab Ostern 1956 eine Oberschule Wissenschaftlichen Zweiges und legte für den Neusprachlichen Zweig 1963 in der Marie-Curie-Schule die Reifeprüfung ab.

Am 16. 4. 1963 wurde ich an der Medizinischen Fakultät der Freien Universität Berlin inmmatrikuliert. Sowohl die vorklinischen als auch die klinischen Semester absolvierte ich an der Freien Universität Berlin und legte am 7. 2. 1969 die Ärztliche Prüfung ab. Seit 1966 war ich Stipendiat der Studienstiftung des Deutschen Volkes.